UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DE PHARMACIE

Doct. Univ. Pharm. Paris, N° 120, 1947.

Contribution à l'histoire de l'albumen vrai chez les Centrospermées

THÈSE

POUR L'OBTENTION DU DIPLÔME DE

Docteur de l'Université de Paris

(PHARMACIE)

présentée et soutenue le 1947

PAR

Roger-Lucien DAMBROISE

Docteur en Pharmacie

Lauréat de la Faculté de Pharmacie de Paris

JURY { MM. M. MASCRÉ, *président.*
M.-M. JANOT, *professeur.*
P. CRÉTÉ, *maître de Conférences.*

PARIS

JOUVE & C^ie^, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1947

FACULTÉ DE PHARMACIE DE PARIS

Nom du Candidat : **DAMBROISE.**

Prénoms : **Roger-Lucien.**

Date de la soutenance : .....

Numéro d'ordre : 120.

1

DAMBROISE (Roger-Lucien). — Contribution à l'histoire de l'albumen vrai chez les Centrospermées. — *Paris*, Jouve et C^ie^, édit., 1947, in-8°, 100 p., 306 fig.

Th. Pharm. Doct. Univ. Paris, 1947. Série Univ. N° 120.

2

DAMBROISE (Roger-Lucien). — Contribution à l'histoire de l'albumen vrai chez les Centrospermées. — *Paris*, Jouve et C^ie^, édit., 1947, in-8°, 100 p., 306 fig.

Th. Pharm. Doct. Univ. Paris, 1947. Série Univ. N° 120.

3

DAMBROISE (Roger-Lucien). — Contribution à l'histoire de l'albumen vrai chez les Centrospermées. — *Paris*, Jouve et C^ie^, édit., 1947, in-8°, 100 p., 306 fig.

Th. Pharm. Doct. Univ. Paris, 1947. Série Univ. N° 120.

4

DAMBROISE (Roger-Lucien). — Contribution à l'histoire de l'albumen vrai chez les Centrospermées. — *Paris*, Jouve et C^ie^, édit., 1947, in-8°, 100 p., 306 fig.

Th. Pharm. Doct. Univ. Paris, 1947. Série Univ. N° 120.

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DE PHARMACIE

Doct. Univ. Pharm. Paris, N° 120, 1947.

Contribution à l'histoire de l'albumen vrai chez les Centrospermées

THÈSE

POUR L'OBTENTION DU DIPLÔME DE

Docteur de l'Université de Paris

(PHARMACIE)

présentée et soutenue le 1947

PAR

Roger-Lucien DAMBROISE

Docteur en Pharmacie

Lauréat de la Faculté de Pharmacie de Paris

JURY { MM. M. MASCRÉ, *président.*
M.-M. JANOT, *professeur.*
P. CRÉTÉ, *maître de Conférences.*

PARIS

JOUVE & C^ie^, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1947

Personnel de la Faculté de Pharmacie de Paris

ADMINISTRATION

MM. René FABRE, *Doyen*, ✲, ⓘ.
SOMMELET, *Assesseur*, ✲, ⓘ.
H. J. LIONNET, *Secrétaire*, ⓘ.

PROFESSEURS

MM. PICON, ✲, ⓘ.	Chimie minérale.
SOMMELET, ✲, ⓘ.	Chimie organique.
FABRE, ✲, ⓘ.	Toxicologie.
DELABY, ✲, ⓘ.	Pharmacie chimique.
N...	Physique.
PARIS.	Histoire naturelle des médicaments simples d'origine végétale.
MASCRÉ, ✲, ⓘ.	Botanique générale.
FLEURY, ✲, ⓘ.	Chimie biologique.
SARTORY, C. ✲, ⓘ.	Microbiologie.
JANOT, ⓘ.	Pharmacie galénique.
CHARONNAT, ⓘ	Chimie analytique.
VALETTE, ⓘ.	Zoologie appliquée.
BEDEL, ✲, ⓘ.	Législation, Déontologie et Histoire de la Pharmacie.
GUILLOT.	Professeurs sans chaire.
RAOUL.	

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Doyens honoraires : MM. RADAIS, O.✲, ⓘ. — GUÉRIN, O.✲, ⓘ.

Professeurs honoraires :

MM. DELÉPINE, O.✲, ⓘ. et LEBEAU, O.✲, ⓘ., Membres de l'Institut, PERROT, O.✲, ⓘ., COUTIÈRE, O.✲, ⓘ.. BOUGAULT, O. ✲, ⓘ., LUTZ, ✲, ⓘ., GORIS, O. ✲, ⓘ., HÉRISSEY, O. ✲, ⓘ., LAUNOY, O.✲, ⓘ.

MAITRES DE CONFÉRENCES

MM. DOMANGE, ⓘ.	Sciences physiques et chimiques.
CRÉTÉ	Sciences naturelles.
GAUTIER, ⓘ.	Sciences physiques et chimiques.
N...	Sciences naturelles.

CHEFS DES TRAVAUX PRATIQUES

MM. HARISPE, ⓐ.	Travaux pratiques de 1re année : Chimie générale et pharmaceutique.
MORETTE	Travaux pratiques 2e et 3e années : Chimie analytique.
N...	Micrographie.
CORRIEZ, ⓘ.	Physique.
Mlle LAMBIN, ⓘ, ...	Microbiologie.
COURTOIS.	Chimie biologique, Bromatologie et Pharmacie chimique.

Bibliothécaire en Chef : M. GARNIER, ⓘ
Bibliothécaire : Mlle LAVAUD, ⓐ.

A MES GRANDS-PARENTS

A MON PÈRE ET A MA MÈRE

En témoignage de mon amour filial et de ma profonde reconnaissance pour leur exemple et leur inlassable dévouement.

A MA FEMME

En hommage de ma profonde affection.

A MES TROIS FILLES

A MA MARRAINE

A MA FAMILLE

A TOUS CEUX QUI ME SONT CHERS

A MON MAITRE

Monsieur René SOUÈGES

Membre de l'Institut

Pharmacien en chef honoraire des Hôpitaux psychiatriques de la Seine

A qui je dois le sujet de cette thèse et dont la bienveillante direction m'a permis de réaliser ce travail.

En témoignage de ma bien vive reconnaissance et de mon sincère attachement.

A Monsieur le Professeur Marcel MASCRÉ

Pharmacien des Hôpitaux

Qui m'a fait l'honneur de présider le jury de cette thèse et dont l'enseignement m'a été si profitable.

En hommage de ma très respectueuse gratitude.

A Monsieur le Professeur Maurice-Marie JANOT

Professeur de Pharmacie galénique à la Faculté de Pharmacie

et

A Monsieur Pierre CRÉTÉ

Maître de Conférences à la Faculté de Pharmacie

En hommage de ma vive reconnaissance.

CONTRIBUTION A L'HISTOIRE DE L'ALBUMEN VRAI CHEZ LES CENTROSPERMÉES

I

INTRODUCTION

1. Albumen. Endosperme. Périsperme.

Ces trois termes désignent les tissus de réserve qui accompagnent l'embryon dans les graines.

Le terme d'*albumen* est seulement employé par les savants qui se réclament de l'Ecole botanique française ; ils l'appliquent au tissu de réserve des graines d'Angiospermes. Les savants étrangers ne se servent pas du terme d'*albumen*, mais de celui d'*endosperme* que les auteurs français réservent uniquement au tissu de réserve des Gymnospermes. Rappelons brièvement les différences qu'il convient d'établir entre *albumen* et *endosperme*.

Chez les Gymnospermes, la mégaspore qui se différencie au sein du nucelle, germe en produisant d'abord, par trois bipartitions successives, huit noyaux ; ceux-ci, au lieu de se différencier pour donner le sac embryonnaire-type à huit noyaux des Angiospermes, continuent à se multiplier par bipartitions pour engendrer seize, puis trente-deux noyaux et ainsi de suite. Quand ils sont devenus assez nombreux, ils se séparent par des cloisons cellulaires et produisent ainsi un parenchyme compact, qui remplit toute la cavité de la cellule-mère et qui représente le *prothalle femelle*. Dans la fécondation, intervient seulement un seul anthérozoïde, les Gymnospermes étant, comme on dit, monogames. L'embryon ou les embryons produits par la fécondation des archégones, grandissent en digérant le prothalle femelle qui s'accroît à mesure, remplit ses cellules de substances de réserve et devient le tissu nutritif qu'on appelle *endosperme*.

L'embryon ne digère qu'une partie de ce tissu ; it en reste finalement une couche épaisse enveloppant l'embryon dans la graine mûre et constituant une réserve nutritive, oléagineuse chez les Pins, amylacée chez les Cycas.

Chez les Angiospermes, la mégaspore fertile produit normalement, par trois bipartitions, un sac embryonnaire à huit noyaux, dont deux, dits *noyaux polaires*, se soudent au centre du sac pour constituer la *mésocyste* ou noyau secondaire. Le prothalle femelle se trouve dans ce cas représenté par les trois antipodes et la mésocyste. Les Angiospermes étant digames, deux anthérozoïdes participent à la fécondation, l'un donnant l'embryon par son union avec le noyau de l'oosphère, l'autre formant le *trophime* ou noyau primaire d'albumen par sa fusion avec la mésocyste. Le noyau primaire d'albumen résulte donc d'une triple fusion nucléaire et il est le produit final d'une véritable fécondation. Les noyaux d'albumen, présentent $3n$ chromosomes, c'est-à-dire trois groupes de chromosomes qui se distinguent en général nettement dans les premières cinèses, tandis que les noyaux du prothalle femelle et de l'endosperme des Gymnospermes n'ont que le nombre simple, haploïde, n, de chromosomes. Là réside la différence essentielle entre l'endosperme des Gymnospermes et l'albumen des Angiospermes.

L'albumen est un tissu qui n'est ni gamétophytique, ni sporophytique ; il revêt une signification particulière et, en tout cas, toute nouvelle ; il constitue une production qui, par rapport à l'endosperme, représente un plus grand degré de complication.

Il n'y a pas lieu de confondre ces deux tissus sous une même dénomination ; tout au plus pourrait-on adopter la terminologie de certains auteurs qui marquent la différence en désignant sous le nom d'*endosperme primaire*, l'endosperme des Gymnospermes, réservant le nom d'*endosperme secondaire* à l'albumen des Angiospermes.

Le *périsperme*, qui constitue également un tissu de réserve des graines, représente tout autre chose. Il provient du nucelle qui, au lieu de se résorber totalement au cours de la séminogenèse, s'accroît au contraire, multiplie ses cellules et les remplit de matériaux nutritifs. On l'appelle parfois *albumen nucellaire*. Chez les Gymnospermes, il n'a pas été observé jusqu'ici de périsperme, le nucelle étant toujours entièrement digéré au cours du développement de la graine. Les Angiospermes qui possèdent un périsperme sont d'ailleurs peu nombreuses. Chez

certaines, le périsperme constitue la seule réserve nutritive, mais le plus souvent, il y a, avec un périsperme, un albumen vrai permanent plus ou moins développé. Dans quelques familles, les plus nombreuses, qui possèdent un ovule orthotrope ou anatrope, l'embryon est central et se trouve entouré d'abord d'un albumen vrai et ensuite d'un périsperme. C'est le cas des Pipéracées, Nymphéacées, Zingibéracées, etc., et, dans ce cas, le terme périsperme se trouve bien choisi puisque ce tissu entoure toutes les autres parties de l'amande. Dans d'autres familles dont l'ovule est campylotrope, l'embryon est périphérique, courbé en arc ou en anneau et le périsperme est central, entouré par l'embryon ; c'est le cas de toutes les Centrospermées. Dans ce cas le terme de périsperme paraît tout à fait impropre. Le périsperme est néanmoins toujours défini nettement par son origine aux dépens du nucelle.

2. Les divers modes de développement de l'albumen.

Le premier, Hofmeister en 1856 (34), a distingué deux types de formation de l'albumen : dans le premier type, on observe des bipartitions successives de noyaux libres qui se séparent ensuite par des cloisons pour donner des cellules ; dans le second, les cloisonnements cellulaires sont immédiats dans la grosse vésicule du sac embryonnaire. Strasburger (81) a précisé plus tard cette première distinction et c'est à lui qu'on attribue même généralement la division fondamentale en *albumen nucléaire* et *albumen cellulaire*. A ces deux types fondamentaux on en ajoute aujourd'hui un troisième, le type des Hélobiales caractérisé par ce fait que la première division du noyau primaire d'albumen est suivie de la formation d'une cloison qui sépare une chambre basale et une chambre micropylaire ; dans celle-ci seule se forment plus tard des cellules après un certain nombre de divisions nucléaires. A chacun de ces trois types se rattachent des exemples offrant des différences plus ou moins profondes, qui constituent comme des séries divergentes, mais qui présentent aussi des termes de passage évidents. C'est ce qui donne tout leur intérêt aux études relatives au développement de l'albumen chez les espèces les plus variées de plantes angiospermes.

En considérant, d'autre part, dans le type nucléaire, la manière selon laquelle les cellules se forment à un stade déterminé, ou

encore le moment et le lieu où, dans le sac, commence cette formation, Hegelmaier en 1885 (30) a pu distinguer les quatre types suivants :

1° le type « *allseitig-peripherischer* », avec cloisonnements progressant de tous côtés à la périphérie du sac. Dans ce cas, les parois du sac sont d'abord recouvertes d'une couche de plasma où se trouvent de nombreux noyaux. Entre ceux-ci se constituent des parois et, dans les cellules ainsi formées, les divisions cellulaires se succèdent en direction centripète jusqu'à remplissage total de la cavité du sac. Ex. : *Adonis*, *Malva*, *Lotus*, etc. ;

2° Le type « *peripherisch-simultaner* », avec cloisonnements simultanés sur tout le pourtour. Dans ce cas, les premières parois formées entre les noyaux libres s'allongent jusqu'à l'intérieur du sac au centre duquel elles se rencontrent. Ainsi se fait la fermeture des premières cellules au sein desquelles la division se poursuit ultérieurement. Ex. : *Bocconia*, *Scabiosa*, *Euphorbia*, etc. ;

3° Le type « *einseitig-peripherischer* » avec cloisonnements se produisant au début dans une seule région du sac. Dans ce cas, le tissu cellulaire périphérique se différencie à partir du micropyle aux dépens des couches nucléaires qui se sont établies dans cette région, progresse jusqu'à la chalaze où une partie plasmatique plus ou moins importante peut rester indivise. Ex. : *Cytisus*, *Colutea*, *Polygonum*, *Phytolacca*, etc. ;

4° Le type « *endogener* ». Dans ce type endogène, les cellules se forment en même temps dans la cavité du sac remplie en totalité de masse plasmatique nucléaire. Ex. : *Eranthis*, etc.

Ces types nucléaires d'Hegelmaier, déjà assez anciens, sont toujours discutés ; on les considère, aujourd'hui, généralement comme purement artificiels et on ne leur concède aucune valeur systématique. Ils donnent cependant des indications encore dignes de retenir l'attention et il est incontestable que de grands groupements végétaux peuvent leur être rattachés sans de trop grandes exceptions. Pour se prononcer définitivement sur cette matière de nombreuses nouvelles recherches sont encore nécessaires.

3. Le cas des Centrospermées.

C'est au troisième type d'Hegelmaier que viendraient, d'une manière générale, se rapporter les Centrospermées, ne se cons-

tituant de l'albumen cellulaire, dans ce groupe, qu'assez tard et dans la région micropylaire presque exclusivement. Th. Rocén (66), tout récemment, dans un travail sur l'embryologie des Centrospermées, a eu l'occasion de voir (p. 171) dans quelle mesure le troisième type d'Hegelmaier s'appliquait à cette vaste alliance. Il est vrai que Rocén n'a étudié que quelques familles seulement, tout particulièrement celles qui se groupent autour des Caryophyllacées ou en font partie, à titre de sous-familles. Il distingue finalement à son tour les trois types suivants :

1° Le type *Silene* dans lequel la formation des cellules embrasse le sac tout entier. C'est le cas de toutes les espèces de *Silene*, des Paronychiées et des Basellacées.

2° Le type *Melandrium* dans lequel la formation cellulaire n'embrasse que la moitié micropylaire du sac. C'est ce qui s'observe chez la plupart des Lychnidées, chez les Dianthées, la plupart des Alsinées et les Portulacacées.

3° Le type *Heliosperma* dans lequel la formation cellulaire se trouve réduite à une seule assise de cellules autour de la région de l'hypocotyle embryonnaire. Cette assise représente l' « *endosperm-cap* » ou l'étui radiculaire. Appartiennent à ce type : l'*Heliosperma*, les *Stellaria*, les Polycarpées, certaines Portulacacées.

Les deuxième et troisième types de Rocén s'apparentent au troisième type d'Hegelmaier, mais le type *Silene* se rapproche plutôt du type « *endogène complet* » du savant allemand.

A la suite de ces différentes observations, Rocén émet la conclusion que « les conditions de développement de l'albumen ont besoin d'une étude approfondie ; qu'elles ne sont pas certainement aussi uniformes qu'on le croit et que l'essai de classification d'Hegelmaier doit être soumis à révision ».

A son tour, en 1920, dès les premières lignes de son travail sur le développement de l'embryon chez le *Chenopodium Bonus-Henricus*, R. Souèges (72) écrivait : « Pour ce qui regarde les phénomènes consécutifs à la fécondation, il serait intéressant de montrer quels sont le rôle et les destinées des éléments qui, à part l'embryon, remplissent la cavité du sac embryonnaire. L'albumen est représenté, à un moment donné, par des noyaux libres ou par des cellules nettement cloisonnées ; mais dans la graine mûre, ce tissu de réserve est totalement disparu et l'on ne retrouve plus, à la limite intérieure du tégument séminal, qu'un

embryon courbe entourant un périsperme plus ou moins développé. Il ne serait pas superflu de reprendre les premières recherches de Hegelmaier sur ce vaste sujet, en envisageant non seulement les modifications histologiques ordinaires, mais encore la diversité des caractères cytologiques que permettent de mettre maintenant en relief la technique moderne et les découvertes déjà faites dans ce domaine ».

De nouvelles observations se montrent encore nécessaires si l'on veut déterminer aussi dans quelle mesure nos connaissances sur le développement de ce tissu transitoire qu'est l'albumen des Centrospermées peuvent servir à préciser les relations phylogénétiques de ce groupement, qu'il s'agisse des relations avec d'autres alliances, ou bien des relations des diverses familles et tribus que l'on a établies d'une manière quelque peu désordonnée, au sein même des Centrospermées.

On reconnaîtra, en effet, que, à l'heure actuelle, la classification des Centrospermées, pose des problèmes qui sont loin d'être résolus. Les systématiciens ne sont pas d'accord sur l'étendue de cette alliance, ni sur les divisions qu'il s'agit d'introduire dans ses limites. Les seuls caractères qui leur soient vraiment constants sont : 1° des ovules bitégumentés plus ou moins campylotropes ; 2° un embryon plus ou moins recourbé autour d'un périsperme amylacé.

A part cela, tout est variable : le périanthe simple ou double, le gynécée à 1 ou n-carpelles, l'ovaire 1 ou n-loculaire avec un seul ovule ou des ovules multiples. Quant à l'embryon, les recherches de R. Souèges ont démontré qu'il se rattachait à des types embryonomiques variables, faisant partie, les uns de la première période, les autres de la deuxième période de la classification embryogénique. Les premiers de ces types se groupent surtout autour des Chénopodiacées les seconds autour des Caryophyllacées.

A. Meunier en 1898 (60), dans sa minutieuse étude sur le développement du tégument séminal, a pu, de son côté, en se basant sur les différenciations de l'assise épidermique du tégument externe, établir des différences importantes qu'il a ramenées à deux types fondamentaux, le type *chénopodique* et le type *caryophyllique*.

Dans le type chénopodique, les cellules épidermiques offrent de face des parois droites ; sur leurs parois extérieures, se forment des épaississements considérables avec des ornementations

en bandes verticales parallèles, partant de la cuticule, et qu'il compare à des stalactites ; d'où le nom de type *stalactiforme* donné également au type chénopodique.

Dans le type caryophyllique, les cellules de l'assise épidermique, vues de face, ont des contours sinueux ; en outre, au lieu de rester planes, elles se soulèvent dans leur centre en forme de dôme et se recouvrent d'une cuticule toujours « structurée et remarquablement ouvragée ». Elles ne prennent pas de bandes stalactiformes, mais des prolongements cellulosiques qui descendent dans la cavité et s'enchevêtrent en une sorte de feutrage.

Entre ces deux extrêmes représentés par les Chénopodiacées et les Caryophyllacées se placent les autres familles qui offrent en proportion variable soit le type chénopodique, soit le type caryophyllique. Les Amarantacées, les Basellacées, les Phytolaccacées, se rapprocheraient ainsi des Chénopodiacées ; les Portulacacées des Caryophyllacées ; entre les deux, à distance égale, prendraient place les Illécébracées. Meunier a très heureusement mis en évidence ces rapports dans un diagramme particulièrement suggestif qui se trouve reproduit dans la figure I.

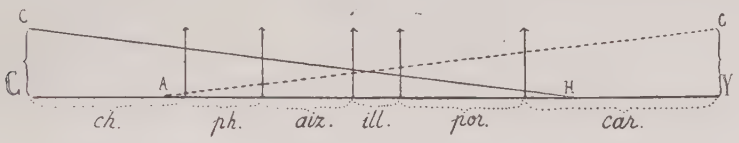

Fig. I. — Diagramme des rapports des types chénopodique et caryophyllique, d'après Meunier.

Il ne pouvait être question d'embrasser, dans mes recherches sur le développement de l'albumen, toute la série des Centrospermées. Rocén, d'ailleurs a déjà sur ce sujet apporté d'abondants éclaircissements ; mais les investigations du savant suédois n'ont porté que sur quatre familles : Nyctaginacées, Basellacées, Portulacacées et surtout Caryophyllacées.

C'est tout particulièrement sur les groupes se rapprochant du *type caryophyllique* qu'ont été orientées ses observations. J'ai orienté les miennes sur les groupes surtout apparentés au *type chénopodique*, étudiant, à la suite des Chénopodiacées, les Amarantacées, les Phytolaccacées, les Basellacées, les Nyctaginacées et enfin quelques Illécébracées. Ce sont ces mêmes familles que l'on range parfois parmi les Apétales, les autres, qui ont calice

et corolle bien distincts, étant rangées dans la sous-classe des Dialypétales.

Le plan de mon travail se dégage naturellement de ces principes directeurs Il comprendra deux grandes divisions :

1° un premier chapitre consacré à l'histoire générale de l'albumen transitoire chez les Centrospermées ;

2° un deuxième chapitre dans lequel seront exposés, accompagnés de nombreuses figures, tous les détails concernant les espèces examinées.

A la suite de ces deux grandes divisions seront brièvement condensés les principaux résultats qui se dégagent de mes recherches.

* * *

Les échantillons des espèces étudiées ont été fixés par l'alcool ou par le mélange de Bouin, ce dernier donnant, semble-t-il, de meilleurs résultats. Après inclusion à la paraffine selon les procédés classiques, les fruits ou les graines ont été coupés en série au microtome, et les coupes ont été montées sur lames de façon à pouvoir suivre les plans successifs du sac embryonnaire. Pour les graines âgées, les coupes ont été faites soit au microtome de Lelong soit directement à la main dans la moelle de sureau. La coloration la plus fréquemment employée a été l'hématoxyline selon la technique de Heidenhain, après mordançage par l'alun de fer ammoniacal. D'autre part pour chaque espèce, des préparations ont été traitées par le réactif combiné (carmino-vert), par l'eau iodée, le sudan III, l'orcanette acétique et le réactif de Millon.

Ces recherches, commencées à l'Hôpital psychiatrique de Maison Blanche, ont été effectuées en partie au Laboratoire de Botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris et en partie dans mon officine toujours sous la direction de M. René Souèges. Grâce à ses enseignements et à l'aide constante de ses conseils, j'ai pu m'initier aux techniques spéciales de la cytologie et de l'embryogénie végétales ; j'ai pu surtout goûter toutes les satisfactions du travail purement scientifique et prendre un intérêt toujours plus vif à mes propres observations. Qu'il me per-

mette de lui exprimer ma reconnaissance et mes sincères sentiments de respectueuse affection.

Je rends hommage à la mémoire du regretté Professeur D. Bach dont la bienveillante hospitalité au Laboratoire de Botanique et les encouragements m'ont été si précieux.

J'adresse mes vifs remerciements à M. le Professeur M. Mascré qui me fait l'honneur de présider le Jury de cette thèse et je l'assure de mon profond respect.

Que M. le Professeur M. Janot veuille également trouver ici l'expression de ma respectueuse gratitude.

J'exprime à M. P. Crété, Maître de Conférences, ma profonde reconnaissance pour l'aide bienveillante qu'il m'a souvent prodiguée et je le prie de croire à ma très fidèle amitié.

J'adresse tous mes remerciements à M. E. Duveau, Jardinier en chef, au Jardin de la Faculté de Pharmacie et à M. C. Guinet, Chef de l'Ecole de Botanique du Muséum d'Histoire naturelle qui m'ont apporté leur concours dévoué pour la récolte de mes échantillons.

LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

CHÉNOPODIACÉES.

Beta trigyna Waldst. et Kit.
— *maritima* L. (en partie).
Chenopodium Bonus-Henricus L.
— *Quinoa* Willd.
— *Botrys* L. (en partie).
— *album* L. (en partie).
— *ambrosioides* L. (en partie).
Atriplex hortensis L.
Spinacia oleracea L.
Salsola Kali L.

AMARANTACÉES.

Amarantus retroflexus L.
— *caudatus* L. (en partie).
— *viridis* L. (en partie).
— *speciosus* Sims (en partie).
Achyranthes argentea Lam. (en partie)
Celosia cristata L.

PHYTOLACCACÉES.

Phytolacca decandra L.
Rivina humilis L.

BASELLACÉES.

Basella rubra L.

NYCTAGINACÉES.

Mirabilis Jalapa L.
Oxybaphus viscosus L'Hérit.

ILLÉCÉBRACÉES.

Telephium Imperati L.
Herniaria glabra L.
Polycarpon tetraphyllum L.
Corrigiola littoralis L.
Scleranthus perennis L.

LISTE DES ABRÉVIATIONS EMPLOYÉES POUR LES FIGURES

a.	albumen.
ace	albumen cellulaire.
anu	albumen nucléaire.
an.	antipodes.
c.	coiffe.
ch.	chalaze.
co.	cotylédons.
coe.	cotylédon externe.
coi.	cotylédon interne.
cu.	cuticule.
e.	embryon.
en.	endostome.
ep.	épiderme.
fu.	funicule.
ga.	gaine de l'albumen.
m.	micropyle.
n.	noyau primaire de l'albu[illegible].
np.	noyaux polaires.
nu.	nucelle.
oo.	oospore.
p.	périsperme.
pe.	péricarpe.
ra.	radicule.
s.	suspenseur.
se.	sac embryonnaire
sy.	synergides.
te.	tégument externe.
ti.	tégument interne.
tp.	tube pollinique.

II

PLAN GÉNÉRAL DU DÉVELOPPEMENT DE L'ALBUMEN CHEZ LES CENTROSPERMÉES

L'albumen transitoire des Centrospermées offre, dans son développement, une homogénéité remarquable. Les traits communs sont incontestablement plus nombreux que les traits différentiels. Pour bien dégager ces derniers, il est nécessaire de bien connaître les premiers, de montrer comment certaines règles générales se dégagent de la succession des phénomènes dont l'albumen des Centrospermées se trouve être le siège depuis la fécondation jusqu'à la maturité de la graine. Par exemple, le mode de répartition des premiers noyaux libres, résultant de la division du noyau primaire, leur mode de division, leur comportement dans les trois régions principales du sac, région micropylaire, région chalazienne et région centrale, leurs processus de résorption, offrent, dans tous les cas, beaucoup de caractères comparables qui peuvent être mis tout d'abord en évidence dans un chapitre préliminaire. On évitera de la sorte les longueurs et les redites dans les descriptions ultérieures et l'on pourra prendre connaissance, dès l'entrée en matière, de la terminologie spéciale que comporte le sujet.

1° L'ovule des Centrospermées.

L'ovule campylotrope des Centrospermées possède un nucelle abondant recouvert de deux téguments : un tégument externe formé de deux assises *a* et *b* et un tégument interne constitué également de deux assises *a'* et *b'* (fig. II). Ces téguments sont isolés l'un de l'autre, de l'amande à l'intérieur et du péricarpe à l'extérieur par trois cuticules *c*, *c'* et *c''*, plus ou moins épaisses, que l'on peut aisément mettre en évidence par les réactifs ordi-

naires de la cutine. Le tégument interne, en outre, s'accroît plus que le tégument externe dans la région micropylaire ; il se prolonge à travers l'exostome de sorte que le canal du micropyle est uniquement formé par l'endostome et l'ovule est finalement endopore (fig. 2, p. 29).

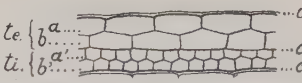

Fig. II. — Schéma de la structure des téguments ovulaires des Centrospermées, d'après Meunier.

Le développement du sac embryonnaire se produit selon des processus assez constants. La cellule axile du jeune nucelle donne par une division transversale une cellule de calotte vers l'extérieur et vers l'intérieur la cellule primordiale du sac ou archéspore. Celle-ci produit quatre mégaspores, dont l'inférieure, seule fertile, engendre un sac embryonnaire-type à huit noyaux : les deux noyaux polaires se fusionnent avant la fécondation en une mésocyste qui occupe à peu près le milieu du sac (fig. 87, p. 47). Les synergides disparaissent en général avant ou très vite après la fécondation et les antipodes dégénèrent, à leur tour, le plus souvent de très bonne heure (fig. 1, p. 29).

Dès la différenciation de la mégaspore fertile, le nucelle s'accroît au sommet et sur les flancs et donne ainsi un tissu nucellaire abondant que certains auteurs ont désigné sous le nom de *périsperme transitoire*. L'accroissement du nucelle au sommet est dû à la multiplication des cellules de la calotte et de l'épiderme nucellaire par divisions tangentielles et radiales. Le sac embryonnaire, par suite du développement de ce tissu, occupe une situation assez profonde au sein du nucelle où il accentue sa courbure. Après la double fécondation, le noyau primaire d'albumen entre en division avant l'oospore.

2° Les deux phases du développement de l'albumen.

On peut distinguer au cours de l'évolution de l'albumen transitoire des Centrospermées deux phases : une phase de construction et une phase de résorption.

a) *Phase de construction.* — Cette phase correspond à la période

d'accroissement de la graine ou encore à cette étape de l'embryogenèse que R. Souèges appelle la vie proembryonnaire.

On sait que la graine, en général, au cours de son développement, passe par deux périodes : une période d'accroissement et une période de maturation. Pendant la première, l'ovule augmente de volume et atteint les dimensions de la graine adulte, par extension de ses téguments et agrandissement de la cavité du sac qui se remplit de réserves presque exclusivement liquides. Pendant la seconde, les téguments se différencient en vue de la protection de la semence, par épaississements et ornementations variées des couches cellulaires qu'ils conservent ; en même temps les tissus de réserve s'organisent à l'intérieur et accumulent dans leurs cellules, sous forme d'enclaves cytoplasmiques solides, les matériaux qui serviront à la germination. Chez les espèces à albumen nucléaire, c'est pendant la première période que se multiplient les noyaux ; c'est au cours de la seconde qu'ils se séparent par des parois, dans le cas de graines albuminées, qu'ils disparaissent quand les graines sont exalbuminées. L'albumen vrai qui fait défaut chez les Centrospermées est remplacé dans ses fonctions par un albumen nucellaire ou périsperme.

L'embryon, d'autre part, au cours de son développement intraséminal, passe par deux étapes bien tranchées. Pendant la première, il forme un corps plus ou moins allongé à symétrie strictement axiale comme l'oospore dont il est dérivé. Parfois il est arrondi, mais, le plus souvent, il offre l'aspect d'une toupie ou d'une massue dans laquelle on peut séparer deux régions assez nettes : une partie amincie tournée du côté du micropyle et correspondant au suspenseur, et une partie plus ou moins sphérique, dirigée vers la partie centrale du sac, représentant l'embryon proprement dit (fig. 8, p. 29). Ce corps, dans son ensemble nettement défini par sa symétrie axiale, constitue le proembryon (R. Souèges, 73).

Au cours de la deuxième étape, les protubérances cotylédonaires apparaissent et se développent ; par là, la symétrie devient bilatérale (fig. 11, p. 29) ; le suspenseur finit par disparaître et l'embryon proprement dit se constitue définitivement. C'est au cours de cette étape que le corps embryonnaire s'accroît surtout, les cotylédons prenant leurs plus grandes dimensions dans les graines exalbuminées ou peu riches en albumen (fig. 19, p. 33).

Chez les Centrospermées en particulier, ils atteignent l'extrémité chalazienne du sac et constituent une grande partie de la

courbe que décrit le corps embryonnaire dans son entier, que la courbure soit peu accentuée, en arc par exemple (*Polycarpon*, fig. 272, p. 80), ou très prononcée, qu'elle forme un anneau complet (*Phytolacca*, fig. 143, p. 57) ou encore se prolonge en deux ou trois tours de spire (*Basella*, fig. 180, p. 62). A la phase de croissance des cotylédons correspond la phase de résorption de l'albumen.

Au cours de la phase de construction, les premiers noyaux libres dont se compose l'albumen se répartissent en trois groupes : un *groupe micropylaire* où ils se montrent surtout nombreux autour du suspenseur de l'embryon ; un *groupe chalazien* où ils apparaissent disséminés irrégulièrement, parfois entassés et très serrés, dans un cytoplasme épais ; un *groupe pariétal* où ils se trouvent répartis isolément et d'une manière à peu près équidistante, dans la couche de plasma qui revêt intérieurement les parois latérales du sac (fig. 32, p. 34). Celui-ci, étant plus ou moins recourbé, offre une face externe, du côté convexe, et une face interne du côté concave ; ordinairement, au cours de la phase de construction, les noyaux se montrent répartis de manière égale sur les deux faces.

A un certain stade, dans la région micropylaire généralement, le cytoplasme affecte la forme d'un *symplaste réticulé*, les noyaux occupant les nœuds du réseau et la trame étant représentée par des trabécules plasmatiques plus ou moins étirées, plus ou moins amincies (fig. 10, p. 29) ; des vacuoles de dimensions variables et de formes irrégulières occupent les mailles du réseau. C'est à cette forme du contenu du sac que se rapporte la construction dite *alvéolaire* ; c'est cette même forme qui a également reçu le nom de *tissu spongieux*. Cette dernière expression semble due à Guignard (24) qui en a fait usage dans ses descriptions relatives au *Lupinus pilosus* : « Lorsque d'assez nombreux noyaux se sont formés dans cette partie du sac embryonnaire » (région micropylaire), écrit cet auteur p. 116, « l'agrandissement de la cavité au sommet a pour effet de changer l'aspect du protoplasma qui la remplissait à l'origine. Ce protoplasma se dispose en bandes d'épaisseur variable étendues dans tous les sens d'une paroi à l'autre, englobant les noyaux et s'amincissant d'autant plus que l'élargissement s'accentue davantage ; ces bandes ressemblent bientôt à s'y méprendre à de vraies membranes cellulaires limitant des vacuoles ; on croirait voir un tissu spongieux. »

Mais un véritable tissu cellulaire arrive cependant à se cons-

tituer par formation de cloisons véritables entre les plus jeunes noyaux ; ce tissu n'occupe pas seulement la région micropylaire ; il s'étend aussi le long des parois jusqu'au voisinage de la chalaze.

Dans la région de la chalaze, le plasma demeure très compact ; il n'offre pas la disposition réticulée. L'albumen, avec ses noyaux libres, affecte dans cette région, le *type syncytial* ; il forme un véritable syncytium (fig. 295, p. 87). Le cul-de-sac chalazien avec ses nombreux noyaux et son plasma dense, compact, joue le rôle d'un véritable haustorium. C'est grâce à l'activité de cette masse de matière vivante, fonctionnant comme un suçoir, que le sac s'accroît vers la chalaze, digérant sur son passage les tissus du nucelle qui, parfois, offrent sur son trajet une différenciation remarquable. Cet haustorium arrive finalement au voisinage immédiat des éléments conducteurs du funicule. Ceux-ci comme le fait très justement remarquer Meunier, ne franchissent pas les limites du domaine étroit de la chalaze, où ils s'arrêtent brusquement sans tenter de s'étendre, fût-ce même sous une forme atténuée, dans les assises tégumentaires. Par son action digestive, ce cul-de-sac chalazien se trouve en beaucoup de points comparable aux haustoriums chalaziens d'origine endospermique qui ont été déjà décrits maintes fois par divers auteurs, par exemple : par Balicka-Iwanowska (6) en 1899 chez certaines Gamopétales, par E. Schmid (68) en 1906 chez les Scrofulariacées particulièrement, par F. H. Billings (11) en 1909 chez les Labiées surtout, par P. Crété (16) tout récemment en 1942, dans tout le vaste groupe des Labiatiflores. Il faut reconnaître que chez toutes ces Gamopétales, les haustoriums chalaziens présentent des formes et des dimensions particulièrement remarquables que n'affectent pas les haustoriums en simple cul-de-sac des Centrospermées.

On n'observe pas, chez les Centrospermées qui font particulièrement l'objet de ce travail, qui appartiennent surtout aux Apétales et se rattachent au type chénopodique de Meunier, de ces haustoriums accessoires se développant sur le côté interne du sac qui ont été décrits sous le nom de diverticules latéraux et qui sont si fréquents chez les Caryophyllacées.

Les noyaux d'albumen de la partie centrale du sac se multipliant par mitoses, se trouvent vite séparés par une ou quelques rares grandes vacuoles et repoussés contre la paroi où ils se trouvent bientôt répartis d'une manière équidistante dans une

mince couche de plasma (fig. 9, p. 29). Leur nombre s'accroît de manière manifeste au fur et à mesure que s'allonge le sac. Ces couches pariétales, externe et interne, de noyaux et de plasma, semblent exercer un double rôle :

1° Un rôle de transport d'abord, plus spécialement de contrôle ou de régulation de transport entre la région de la chalaze où arrivent et s'accumulent les matériaux et la région micropylaire où ces matériaux nutritifs sont employés à l'édification d'un tissu endospermique, plus ou moins important, et à la construction du corps embryonnaire. Ce transport se ferait par imbibition protoplasmique et par le jeu d'affinités physico-chimiotactiques analogues à celles qui s'exercent dans les symplastes ;

2° Un rôle de digestion dont se trouvent l'objet les tissus nucellaires voisins. Les cellules de ce tissu, en effet, le long des parois du sac, s'allongent et s'étirent ; leurs membranes s'amincissent et finissent par disparaître, subissant une véritable dissolution au contact du plasma endospermique. Ces processus de digestion sont surtout accentués du côté externe où les tissus nucellaires, placés entre la couche pariétale d'albumen et le tégument interne de l'ovule, subissent une résorption complète à l'exception toutefois de la cuticule c', qui recouvre la paroi externe de l'épiderme du nucelle. Meunier a nettement démontré la résistance de cette cuticule, sa persistance et la protection qu'elle exerce contre l'action digestive de l'albumen (*cu*, fig. 98, p. 47) sur les assises tégumentaires encore jeunes et délicates.

« La cuticule c'' écrit Meunier (p 23) appartenant à l'épiderme du nucelle isole le nucelle du tégument interne sur presque tout son pourtour. Par sa permanence jusque dans la graine mûre, elle établit entre l'amande et le spermoderme une ligne de démarcation très nette qui ne saurait jamais être méconnue ».

Les fonctions digestives de ces couches pariétales d'albumen nucléaire ressortent encore nettement du fait que, dans beaucoup de cas, sur les deux faces parfois, le plus souvent du côté externe convexe seulement, les noyaux qui les constituent se séparent par des parois et donnent ainsi une véritable assise cellulaire (fig. 16 et 17, p. 33) rappelant, dans ses traits essentiels, *l'assise protéique* qui se différencie à l'extérieur de l'albumen dans beaucoup de graines albuminées ou encore dans un grand nombre d'autres dites exalbuminées. Cette assise dans les

graines dont il s'agit persiste jusqu'à maturité ; ses cellules s'enrichissent en produits protidiques prenant, en général, la forme de petits grains d'aleurone ; elles se distinguent ainsi nettement, par leur contenu, des autres cellules endospermiques sous-jacentes qui, lorsqu'elles persistent, se remplissent de particules amylacées ou de globules huileux. L'assise extérieure d'albumen qui persiste ainsi dans la graine adulte est *digestive*, mais non *digestible* ; celle qui s'observe chez les Centrospermées est digestive, mais aussi digestible, car elle disparaît à son tour au cours de la deuxième phase de l'évolution de l'albumen.

b) *Phase de résorption.* — Cette phase correspond à la période de la maturation de la graine ou encore à celle de la croissance des cotylédons.

Ce sont les couches pariétales d'albumen qui disparaissent tout d'abord, la couche interne le plus souvent après la couche externe. La disparition totale ne s'observe que lorsque l'extrémité des cotylédons a atteint la région chalazienne ; elle est tardive quand les couches pariétales se sont organisées en assises cellulaires.

La résorption commence par une raréfaction du plasma et un aplatissement marqué des noyaux ; leur déformation est fréquente ; leur volume se montre variable ; leur chromatine, moins abondante, se contracte ou se résout en particules de petites dimensions (fig. 38, p. 34). Par suite des processus de caryolyse qui s'ensuivent, le plasma présente des granulations fortement colorables irrégulièrement dispersées ; il se désagrège à son tour et généralement disparaît d'une manière totale dans l'espace qui sépare l'embryon de la cuticule nucellaire sur le côté externe, du périsperme sur le côté interne.

Le dermatogène embryonnaire et surtout la portion de cet histogène qui recouvre extérieurement les cotylédons, n'est certainement pas étranger à ces processus de résorption. Le dermatogène, en effet, n'est pas encore un épiderme définitivement différencié (R. Souèges, 1932, p. 99) (73) ; les parois extérieures de ses cellules sont minces et ne sont pas encore cutinisées ; n'ayant pas encore à jouer un rôle de protection, il fonctionne à la manière d'un épithélium qui se laisse facilement traverser par les liquides et les absorbe de manière abondante pour les faire servir à la construction des tissus embryonnaires intérieurs.

Ce travail d'absorption, de nature purement physique, doit

selon toute apparence, être accompagné d'un travail d'ordre chimique, s'exerçant sur les matériaux absorbés.

La forme prismatique des cellules du dermatogène, leur polarisation évidente, tant intérieure qu'extérieure, plaiderait en faveur de cette manière de voir.

La masse d'albumen nucléaire occupant le cul de-sac chalazien offre des signes de résorption bien avant que l'extrémité des cotylédons n'ait atteint le fond chalazien du sac. Le plasma de cette masse devient vacuolaire ou au contraire se contracte plus fortement. Il devient, en tout cas, à un moment donné, très faiblement colorable. Les noyaux qu'il renferme offrent des dimensions irrégulières et avant de disparaître sont le siège de processus évidents de pycnose. Quand il se forme de vraies cellules dans la région chalazienne, ces cellules persistent plus longtemps que le syncytium plasmatique ordinaire (fig. 20, p. 33). Toute trace d'albumen ne disparaît que lorsque les cotylédons sont pleinement développés, c'est à-dire, au voisinage de la maturité complète de la graine.

Dans la région micropylaire, c'est le tissu spongieux qui se résorbe le premier ; le tissu cellulaire résiste longtemps et même se maintient en partie (fig. 44, p. 37). Ce tissu cellulaire qui occupe l'extrémité du sac et s'étend plus ou moins haut sur les bords, forme généralement autour du suspenseur un manchon assez compact. Quand le suspenseur disparaît, le tissu endospermique qui l'entoure disparaît à son tour ; mais il subsiste toujours contre la paroi du sommet du sac, qu'elle revêt d'une manière continue, une portion de tissu cellulaire d'albumen qui entoure et enveloppe la base de l'embryon à la façon d'une gaine ou d'un étui fermé inférieurement à la manière d'un doigt de gant (fig. 108, p. 47). Cet étui est plus ou moins étendu, recouvrant une portion plus ou moins importante de la partie hypocotylée de l'embryon. Les limites supérieures de cet étui sont irrégulières ; elles sont variables avec les espèces ; elles atteignent un niveau plus élevé le plus souvent sur la face externe ; elles offrent aussi fréquemment des échancrures profondes ou des fentes latérales ou au contraire des parties très saillantes, des prolongements en pointes amincies. La gaine s'est montrée toujours présente chez les Centrospermées que nous avons examinées ; d'après Rocén, elle n'existerait pas dans toutes les Caryophyllacées. Elle représente tout ce qui reste de l'albumen vrai dans la graine adulte et ce résidu d'albumen est vraiment

l'une des caractéristiques les plus intéressantes des Centrospermées.

Ailleurs, chez les espèces à graines dites exalbuminées, il existe aussi des résidus plus ou moins importants d'albumen, et l'on sait que les graines tout à fait exemptes d'albumen sont excessivement rares. Chez les Orchidées, par exemple, l'albumen fait totalement défaut : en général, les noyaux polaires ne se fusionnent pas et il ne se produit pas de trophime générateur de noyaux d'albumen. Chez les Viciées, d'après Chalon (13) (1875) et L. Guignard (24) (1881), il n'y a pas traces d'albumen, sauf cependant chez l'*Abrus precatorius* et le *Cicer arietinum*. Chez quelques Potamées et Alismacées, chez les Limnanthées et de manière générale chez les Hélobiales, il apparaît seulement à un moment donné une couche pariétale de noyaux qui se trouve ensuite dispersée et détruite.

Dans la pluspart des graines dites exalbuminées, il subsiste une portion plus ou moins abondante d'albumen. C'est le plus souvent une couche continue située à l'intérieur des téguments, correspondant à l'assise externe de l'albumen et connue sous le nom *d'assise protéique*, son contenu étant particulièrement riche en matières protidiques représentées par des grains d'aleurone de petite taille. On trouve une assise protéique chez les Crucifères, les Résédacées, les Hypéricacées, les Balsaminacées, les Labiées, comme l'a démontré Guignard (26) en 1893. Chez les Composées, d'après Lavialle (52) (1912), l'assise protéique provient de la 2e assise d'albumen ; l'assise externe qui a fonctionné comme assise digestive en présidant à la résorption des assises tégumentaires ovulaires extérieurement placées et qui a produit, à la chalaze un massif cellulaire à rôle de suçoir, disparaît avant la maturité. Chez certaines Papilionacées, chez le *Linum usitatissimum* encore, l'albumen conserve plusieurs assises de cellules qui emmagasinent des réserves analogues à celles du parenchyme cotylédonaire.

A considérer ce qui se passe dans beaucoup d'autres familles qui ont fait, à cet égard, l'objet d'observations fragmentaires, des termes de passage peuvent être établis entre ces diverses dispositions qu'offrent les restes d'albumen dans la graine adulte. Il y a des variations dans le degré de résorption de l'albumen et il serait intéressant de connaître la signification exacte de ces variations, de déterminer encore les relations que ces portions résiduelles de tissu endospermique peuvent avoir avec les tissus environnants.

3° Etat de la graine adulte.

La graine adulte des Centrospermées comprend trois parties principales (fig. 19, p. 33) :

1° le tégument qui dérive des téguments ovulaires et dont la structure très détaillée a été décrite en 1898, par A. Meunier (60). L'assise externe du tégument ovulaire interne s'écrasant et se résorbant, le tégument séminal se trouve réduit à trois assises ; il se différencie, en outre, dans l'assise extérieure du tégument externe, des épaississements ou des ornementations qui ont servi à définir de manière très nette, les deux types bien tranchés dont il a été question dans l'introduction ;

2° un gros périsperme amylacé tirant origine des portions centrales du nucelle qui ne se résorbent pas, mais s'organisent au contraire en un tissu compact plus ou moins développé selon les espèces ;

3° l'embryon, qui se courbe en un anneau plus ou moins complet, se trouve limité sur sa face externe par le tégument et englobe dans sa concavité le périsperme. L'embryon offre des variations importantes dans son extension et, par le fait même, dans son mouvement de courbure : il forme seulement un arc dans certains cas, le plus souvent un anneau presque fermé, quelquefois une spirale à deux ou trois tours.

A ces trois parties principales, il convient d'ajouter ce qui reste de l'albumen vrai et qui prend l'aspect d'un étui ou d'une gaine embrassant la base de l'embryon, non seulement la radicule, mais aussi une portion plus ou moins étendue de la partie qui deviendra la tige hypocotylée. La forme et les dimensions de cette *gaine* offrent des variations intéressantes ; elle est généralement constituée d'une simple couche cellulaire, mais dans certains cas et généralement tout à fait à la base, elle offre deux ou trois assises de cellules.

Il est difficile de déterminer exactement la signification de ce tissu endospermique résiduel engainant inférieurement l'embryon. On ne peut soutenir qu'il joue un rôle de protection étant donné que ce rôle se trouve nettement rempli par le tégument séminal et par la cuticule permanente de l'épiderme nucellaire. Il est permis d'admettre qu'il doit intervenir dans les premiers termes de la germination, en exerçant quelque action

digestive. Une chose est certaine, c'est qu'il reste un tissu *vivant* : le contenu de ses cellules n'offre à aucun moment le moindre signe de dégénérescence ; sous l'action de réactifs appropriés, son plasma paraît toujours dense et compact, rempli de fines inclusions protidiques, huileuses d'après Meunier, nullement amylacées.

Chez les Pipéracées, les Nymphéacées, les Zingibéracées, la petite portion d'albumen vrai qui entoure l'embryon et qui peut-être dans une certaine mesure comparée à la gaine des Centrospermées, est ordinairement oléagineuse, tandis que les réserves du périsperme, extérieurement placé, sont constituées par d'abondants grains d'amidon.

III

ÉTUDE SPÉCIALE DU DÉVELOPPEMENT DE L'ALBUMEN CHEZ QUELQUES CENTROSPERMÉES

CHÉNOPODIACÉES

Beta trigyna Waldst. et Kit.

En 1890, A. Meunier (60), dans son mémoire sur les téguments des Centrospermées, a suivi l'évolution des couches tégumentaires chez le *Beta vulgaris* L., et le *B. trigyna*. Matthysen (58), en 1912, a étudié chez le *B. vulgaris* le développement du pollen et le mécanisme de la fécondation. Dans un travail sur les Plombaginales et les Primulales, K. Dahlgren (18), en 1916, a discuté les affinités de ces alliances avec celle des Centrospermales : il a fait ressortir leurs caractères essentiels, notamment la formation de l'albumen selon le mode nucléaire que Hegelmaier (30) avait déjà fait connaître au sujet des *Chenopodium*. Dudok van Heel (29), en 1925, semble être le premier à avoir décrit chez le *Beta vulgaris* L. les premières divisions du noyau de l'albumen et la migration des jeunes noyaux formés vers la périphérie du sac embryonnaire.

En 1927, Sujiura (82) s'occupe exclusivement de la formation du pollen chez le *B. vulgaris*. C'est surtout avec Artschwager que commencent les recherches sur le développement du sac embryonnaire et de la graine des *Beta*. Ces recherches sont consacrées pour la plupart au *B. vulgaris* L. et à diverses espèces cultivées de Betterave à sucre. Après deux publications concernant la structure anatomique des tiges et des racines chez le *Beta vulgaris* L. (1920 et 1926), E. Artschwager (1 et 2) étudie le développement de la fleur et de la graine (3) (1927). Il note la disparition des antipodes avant la maturité du sac, la première division du noyau secondaire après celle de l'oosphère, la position latérale que prennent les noyaux d'albumen dans le sac embryonnaire et la présence, à maturité, d'une gaine radiculaire d'albumen formée de cellules petites et irrégulières. P. Oksijuk (62) en 1928, envisage la protandrie chez le *B. vulgaris* et attire l'attention sur la formation d'un « *caecum* » sous les antipodes qui s'accroissent, quelquefois se divisent et prennent dans le sac une position pariétale. E. Artschwager (5) reprend, en 1933, l'étude des phénomènes nucléaires en fonction du facteur temps » dans le sac embryonnaire du *B. vulgaris*. Prenant en con-

sidération les travaux de E. KHARECHKO-SAWITZKAJA (51), consacrés aux hybrides et variétés culturales de *B. vulgaris*, et celui de FAVORSKY (20) qui signale l'accroissement fréquent du nombre des antipodes au moment de l'anthèse, il se trouve amené à conclure au comportement irrégulier des anti-

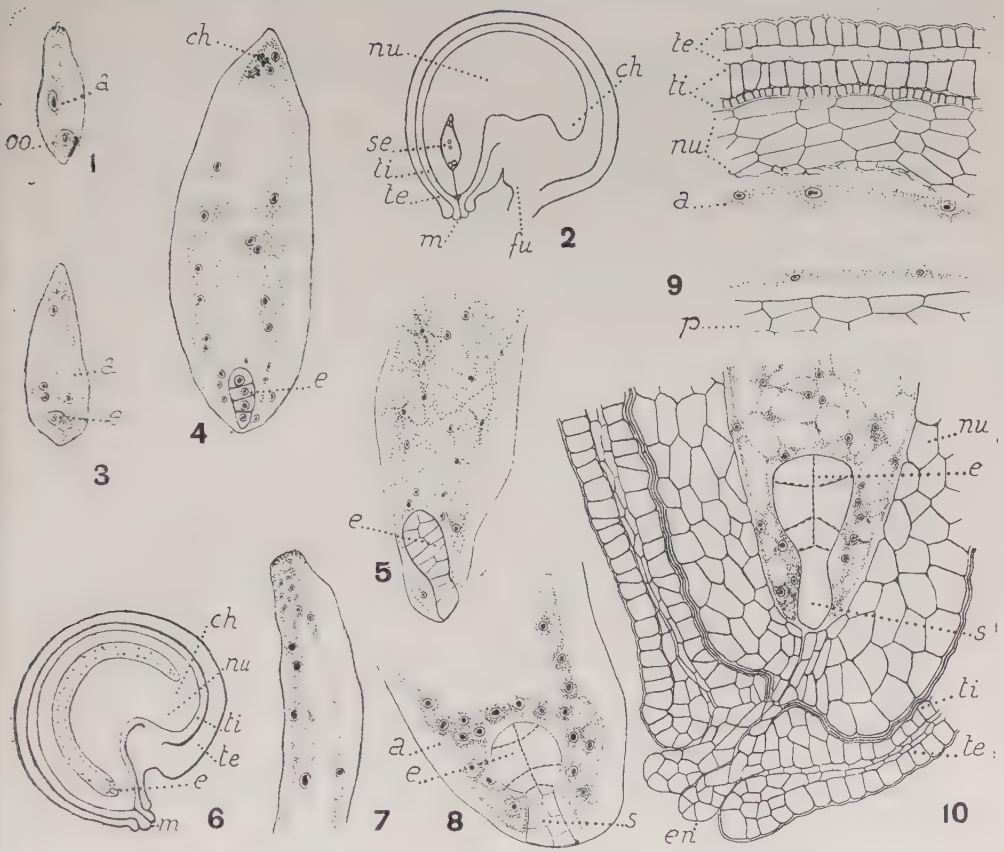

FIG. 1 à 10. — *Beta trigyna* Waldst. et Kit. — Les premiers stades du développement de l'albumen. En 2 et 6, ovule ; en 1, 3, 4, sac embryonnaire ; en 5, 8 et 10, partie micropylaire ; en 7, partie chalazienne ; en 9, partie centrale. G : 20 p. 6 ; 40 p. 2 ; 150 p. les autres figures.

podes. Celles-ci, quelquefois, disparaissent avant la fécondation, dans d'autres cas, persistent plus longtemps, plus rarement elles se multiplient et se trouvent rejetées contre la paroi du sac pendant que se forme un caecum où émigre une fois sur deux le noyau primaire d'albumen. Enfin, ARTSCHWAGER note le caractère transitoire de l'albumen résultant de divisions nucléaires libres suivies de la formation de minces parois. — Nos recherches ont porté sur le *Beta trigyna*. Waldst. et Kit. dont le développement a été suivi complètement. L'étude de quelques stades isolés chez le *Beta maritima* n'a pas apporté de notions nouvelles dignes d'intérêt.

L'ovule est nettement campylotrope, le nucelle est abondant et le sac embryonnaire assez peu développé (fig. 2). Celui-ci, au moment de la fécondation, présente, au centre à peu près, un gros noyau primaire d'albumen (*a*, fig. 1), une oospore piriforme, *oo*, accompagnée des résidus du tube pollinique ; on ne retrouve plus trace des synergides et les antipodes elles-mêmes ont été à peu près totalement résorbées ; il n'en reste que des résidus informes fortement chromatiques.

Un peu plus tard (fig. 3) le proembryon est devenu bicellulaire, le noyau primaire d'albumen s'est divisé déjà deux fois et a donné quatre noyaux-fils répartis dans un protoplasme assez dense ; un de ces noyaux à nettement émigré vers la chalaze, les autres se groupent plutôt dans la région micropylaire. La partie centrale du sac est occupée par une vaste vacuole apparaissant parfois coupée par quelques trabécules protoplasmiques. Au stade du proembryon quadricellulaire (fig. 4), le sac s'est fortement allongé et élargi ; il a atteint à peu près le centre du nucelle. A la chalaze, on observe quatre noyaux, dont deux en cinèse, qui se sont nettement séparés de tous les autres ; ils proviennent sans aucun doute du noyau unique qui a paru déjà isolé au stade bicellulaire du proembryon, ces noyaux forment ainsi le groupe chalazien. Les autres noyaux se sont multipliés plus abondamment ; les uns se sont localisés en plus grand nombre autour du proembryon, dans la partie micropylaire amincie où le protoplasme se montre compact et homogène ; les autres sont demeurés dans la partie moyenne du sac où le plasma qui les entoure se contracte par endroits et s'étire en se prolongeant en bandes plus ou moins effilées séparant des vacuoles irrégulières. Les noyaux se multipliant, les bandes plasmatiques deviennent plus nombreuses, les vacuoles plus étroites et l'ensemble prend l'aspect du tissu dit spongieux (fig. 5).

En 6, le sac embryonnaire s'est profondément allongé : il a atteint la chalaze ; il s'est en même temps fortement recourbé. L'embryon proprement dit, devenu nettement sphérique est porté par un suspenseur massif assez court ; les noyaux de la région centrale du sac se sont disposés en deux couches pariétales très nettes par dissociation du tissu spongieux ; la figure 9 donne une idée de leur disposition sur la face externe convexe et sur la face interne concave du sac ; ils sont à peu près équidistants dans la couche de plasma qui les porte, mais seulement assez éloignés les uns des autres ; ceux de la couche interne seraient

plus petits que ceux de la couche externe ; cette différence de dimension correspondrait peut-être à une différence d'activité : les tissus du nucelle sur le côté externe seraient en voie de résorption nette, ils seraient à peine entamés sur la face concave interne. Le groupe chalazien serait assez compact et comprendrait des noyaux serrés de plus petit volume (fig. 7) ; autour de l'embryon (fig. 8) le groupe micropylaire serait, à ce stade, constitué de noyaux assez régulièrement disséminés dans une couche plasmatique non vacuolaire. Un peu plus tard, dans cette région, se forment des vacuoles nombreuses séparées par des travées plasmatiques assez minces ; l'ensemble offre l'aspect d'un réseau aux nœuds duquel résident les noyaux ; à la base du suspenseur, quelques noyaux avec le protoplasme qui les entoure commençent à s'isoler par des parois (fig. 10).

La phase de résorption commence au moment où les cotylédons sont en voie de croissance active. Ces organes commencent d'abord, pour la construction de leurs tissus, à absorber le contenu liquide du sac, la partie tout à fait dépourvue de particules de substance vivante organisée. Au cours de cette croissance, cette dernière substance prend, par contraction, ou rétraction, l'aspect d'un tissu vacuolaire irrégulier avec des travées protoplasmiques réduites à un simple filet (fig. 11), tandis que les parties voisines des parois du sac, dans toutes les régions, prennent des parois cellulaires, s'organisant ainsi en une sorte de tissu plus résistant : la figure 11 montre ce tissu cellulaire formant une assise nettement continue dans la région micropylaire. La figure 15 rend compte de l'organisation incomplète d'une pareille assise dans la région chalazienne. Dans les figures 13, 16 et 17, l'assise cellulaire est quelque peu discontinue et se trouve accompagnée, du côté interne du sac, de couches plasmatiques nucléées et vacuolaires en voie d'écrasement et de résorption, la partie cloisonnée semblant seule vraiment active et fonctionnelle.

Dans la figure 12, le tissu vacuolaire est à peu près disparu autour de l'embryon, tandis que la partie cellulaire est devenue plus épaisse et comporte par endroits 2 ou 3 couches de cellules. Dans la figure 13, il subsiste encore deux ou trois assises de nucelle entre la couche cellulaire d'albumen et le tégument interne ; en 16, toute trace de nucelle a disparu dans cette même région correspondant à la partie médiane externe du sac.

Le schéma représenté en 14 donne une idée de la répartition

de l'albumen au moment où les cotylédons sont très avancés dans leur croissance. Le schéma de la figure 18 montre que toute trace d'albumen a disparu sur la face convexe, mais que le tissu endospermique forme encore une couche continue allant de la chalaze au micropyle sur la face interne concave.

Dans la figure 20 on peut voir comment se résorbent et disparaissent les parties de l'albumen qui s'y trouvaient à l'état de plasma vacuolaire ou de couche cellulaire consistante. Un peu plus tard, l'extrémité des cotylédons atteint le fond du cul-de-sac chalazien et tous vestiges d'albumen disparaissent dans cette région ; les restes d'albumen se résorbent ensuite rapidement sur la face interne comme le démontre le schéma de la figure 19.

Ce schéma est celui de la coupe de la graine adulte selon le plan médian de symétrie ; il ne reste de l'albumen que la gaine persistante qui entoure la radicule, la recouvre à la manière d'un doigt de gant. La figure 26 montre la structure de la gaine au voisinage de l'extrémité radiculaire : elle forme là deux ou trois assises très nettes. Les figures 22 et 23 permettent de se rendre compte de la structure du même organe sur la face externe et sur la face interne au niveau même où elle se termine : elle forme, à ce niveau, une seule couche de cellules aplaties et assez grandes dans la partie externe, plus petites et plus serrées sur le côté interne. En 21, les cellules du fond de l'étui ont été représentées avec leur contenu ; on peut voir que, comme celui des cellules représentées en 22 et 23, il est dépourvu de vacuoles ; les noyaux sont très chromatiques. Le contenu, généralement dense et granuleux, se colore en brun rougeâtre très foncé sous l'action du réactif de Bouchardat ; il n'y aurait donc pas d'amidon, mais seulement des particules protidiques très condensées.

L'aspect général de la gaine est représenté en 25 ; elle offre une forme de sifflet avec deux languettes inégales séparées par une fente assez profonde.

Chenopodium Bonus-Henricus L.

Chenopodium Quinoa Willd.

Le genre *Chenopodium* a fait l'objet de nombreuses recherches. Le premier, Hofmeister (33), en 1858, a attiré l'attention sur les analogies qu'offrent les caractères de l'ovule chez les Chénopodiacées, Nyctaginacées,

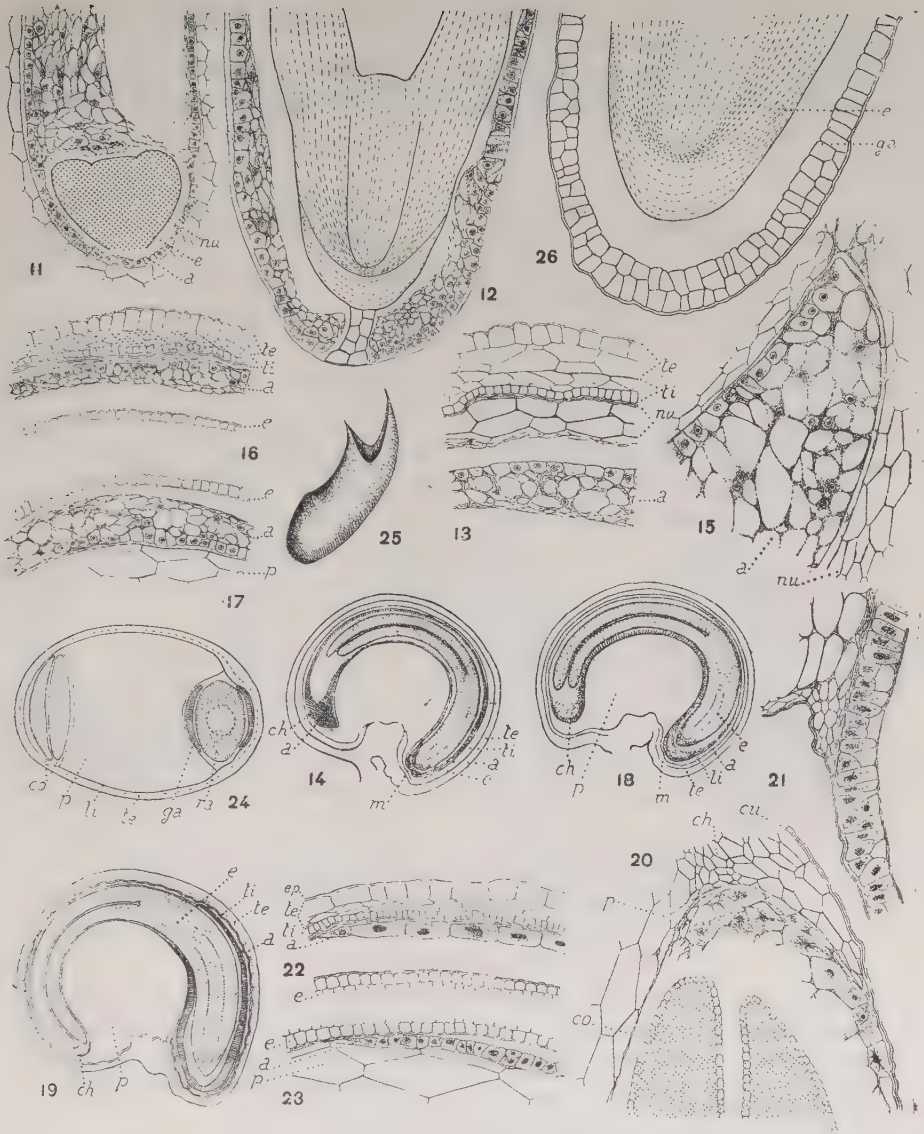

Fig. 11 à 26. — *Beta trigyna* Waldst. et Kit. — En 11, 12 et 26, organisation de la gaine ; en 13, 16 et 17, 21 à 23, évolution de l'albumen dans la partie centrale du sac ; en 15 et 20, albumen à la chalaze ; en 14, 18, 19, 24 et 25, de la phase de résorption à la graine adulte. G : 11 p. 19, 24 et 25 ; 14 p. 14 et 18 ; 100 p. les autres figures.

Caryophyllacées, Alsinées, Portulacacées, Ficoïdées et Cactées. Il note la position incurvée du nucelle, la présence de deux téguments minces, le plus intérieur limitant seul le micropyle et la localisation centrale du sac plus ou moins profondément enfoncé dans le nucelle. En 1878, E. Warming (87)

fait connaître le mode de construction de l'ovule chez le *Blitum* (*Chenopodium*) *Bonus-Henricus* L.

A. Fischer (22), en 1880, à l'occasion de recherches sur le développement du sac embryonnaire des Angiospermes, s'étend assez longuement sur le *Ch. fœtidum* Lam.

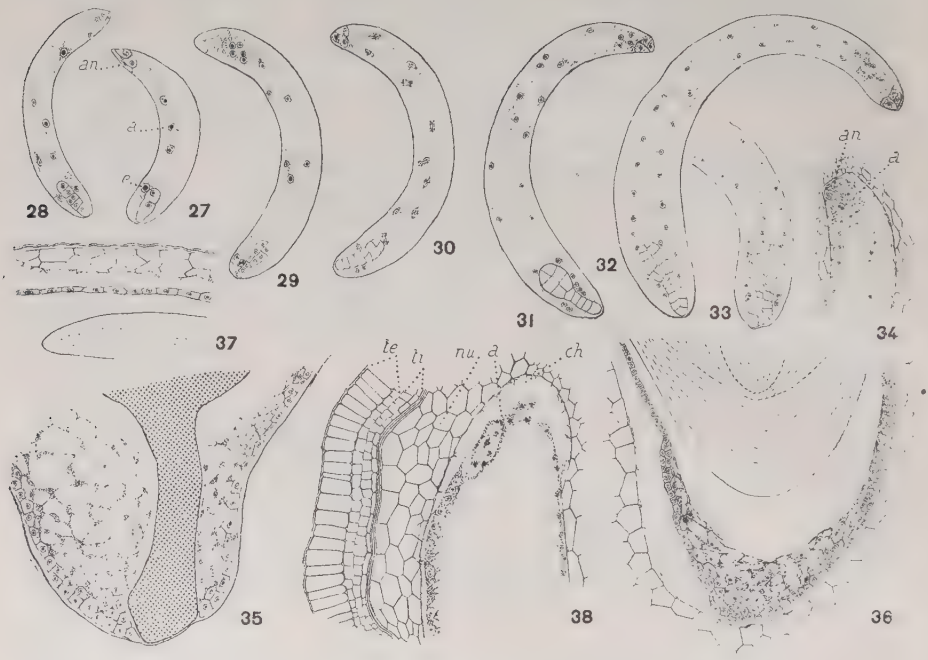

Fig. 27 à 38. — *Chenopodium Bonus-Henricus* L. — Formation de l'albumen cellulaire ; de 27 à 32, stade nucléaire ; en 33, 34 et 35 constitution du tissu spongieux ; en 36, 37 et 38, apparition des cloisons et début de la résorption. G : 100.

Le premier, F. Hegelmaier (30), en 1885, s'attache aux divers processus de génération de l'albumen ; chez le *Chenopodium Bonus-Henricus* L., en particulier, il décrit les premières divisions du noyau secondaire du sac, note leur position pariétale, puis l'apparition de cloisons dans la masse protoplasmique.

En 1890, A. Meunier (60) mentionne chez les *Ch. murale* L. et *hybridum* L. la présence d'un étui endospermique engainant la moitié radiculaire de l'embryon à la façon d'un doigt de gant, facilement visible à cause de sa structure anatomique et de sa nature huileuse. En 1920, R. Souèges (72) a poursuivi des recherches très détaillées sur la marche de la segmentation dans l'embryon du *Ch. Bonus-Henricus*. Il remarque la disparition à maturité de l'albumen primitivement représenté par des noyaux libres ou par des cellules nettement cloisonnées ; il apporte de nouveau des preuves que la graine mûre ne comporte plus, comme tissu de réserve, qu'un périsperme plus ou moins développé entouré par l'embryon courbe. Enfin H. K. Bhar-

GAVA (10), en 1936 suit le développement du sac embryonnaire et de son contenu chez le *Ch. album* L.

Deux espèces ont fait surtout l'objet de nos investigations : le *Chenopodium Bonus-Henricus* L. et le *Ch. Quinoa* Willd. Quelques recherches éparses sur les *Chenopodium Botrys* L., *album* L. et *ambrosioides* L. nous ont permis de constater l'unité des caractères qui préside à la formation de l'albumen dans le genre *Chenopodium*.

Chenopodium Bonus-Henricus L.

Après la fécondation, quand le proembryon est bicellulaire (fig. 27) le noyau primaire d'albumen s'est déjà divisé deux fois et a produit quatre noyaux dont l'un gagne la chalaze, l'autre la région micropylaire, les deux derniers demeurant dans la région centrale. Les antipodes sont persistantes ; elles s'observeront encore, plus ou moins altérées, à des stades plus avancés (fig. 30 à 34). En 28, les noyaux d'albumen, au nombre de huit à dix, se sont multipliés, mais n'offrent pas encore de caractères nettement différentiels quant à leur dimension et leur répartition. En 29, un groupe chalazien assez compact semble se constituer. En 30, on peut assister à la division mitotique des noyaux ; on remarquera que ces divisions sont nettement synchroniques. Les fig. 31 et 32 montrent la disposition typiquement pariétale des noyaux et la séparation définitive des groupes chalazien et micropylaire. Le sac embryonnaire n'a subi qu'un faible accroissement dans sa largeur, mais s'est considérablement allongé. Dans le groupe du micropyle, les noyaux se réunissent autour du suspenseur (fig. 31 et 33). Au dessus et autour du corps embryonnaire, commence, en 33, la formation des premières travées protoplasmiques ; en 35, un tissu spongieux s'est largement développé tout à la base de l'embryon pendant que, contre la paroi du sac, s'agence une assise de cellules séparées par des cloisons.

La phase *de résorption*, semble commencer à la chalaze au moment de la dégénérescence complète des antipodes ; en 34, elles donnent déjà des signes de résorption alors que le groupe nucléaire chalazien semble encore en pleine activité ; mais en 38, elles sont tout à fait disparues et les noyaux de l'haustorium chalazien sont eux-même en voie de désintégration. Les couches pariétales externe et interne, qui ne se sont jamais montrées constituées d'une assise cellulaire nette et continue, se désagrègent à leur tour et disparaissent. Dans la région micropylaire, le

réseau protoplasmique s'aplatit et s'écrase sous la poussée radiculaire et seules persistent les assises cellulaires d'albumen qui donneront naissance à l'étui d'albumen facile à observer encore dans la graine adulte (fig. 36).

Chenopodium Quinoa Willd.

Chez cette espèce, seule a été suivie la phase de résorption. La constitution et la résorption du groupe nucléaire chalazien et des couches pariétales n'a donné lieu à aucune remarque particulière ; dans le groupe chalazien serait seulement à mentionner la présence parfois de très gros noyaux à grosses granulations chromatiques avec les nombreux noyaux beaucoup plus petits que comporte le groupe (fig. 40).

Dans la région micropylaire, le réticulum plasmatique se développe abondamment autour du suspenseur qui, chez le *Ch. Quinoa*, présente d'assez grandes dimensions (fig. 39). En 41 et 42, des assises cellulaires se sont nettement séparées contre la paroi du sac ; elles arrivent à former deux ou trois couches dans la partie la plus profonde. La couche cellulaire ainsi formée se montre plus importante que chez le *Ch. Bonus-Henricus* où le suspenseur est moins développé et le cul-de-sac micropylaire moins profond. En 44, seules persistent ces assises cellulaires, le tissu spongieux ayant été écrasé et digéré en grande partie. La figure 45 donne une coupe de la graine adulte selon le plan médian : on voit que la gaine est plus étendue du côté extérieur convexe où elle atteint la moitié de la longueur de la radicule. Cette différence d'étendue frappe particulièrement dans les coupes traversales (fig. 47) où la gaine se voit sous la forme d'un croissant entourant seulement la radicule extérieurement. La figure 46 permet de se rendre compte de la forme générale qu'affecte cette gaine endospermique. Les assises cellulaires de la gaine sont représentées en 48 ; les cellules sont serrées, formant le plus souvent deux couches ; elles ne sont nullement vacuolaires ; leur contenu, très dense, présente des granulations de dimensions variables se colorant en brun rougeâtre sous l'action du réactif de Bouchardat et en chamois foncé sous l'action du réactif de Millon. Les réactifs des substances grasses ne produisent aucune coloration : le sudan III colore seulement fortement la cuticule qui sépare le tégument

interne des tissus de la graine proprement dite ; c'est la cuticule désignée par c'' par Meunier. La fig. 49 représente les cellules de l'extrémité intérieure de la gaine : placées entre le périsperme et la radicule, à l'endroit où celle-ci amorce sa courbure, elles sont disposées en une couche qui va en s'amincissant, mais les caractères cytologiques sont les mêmes. Il y a lieu de faire remarquer les faibles dimensions de l'embryon comparées au très grand développement du périsperme (fig. 47).

Atriplex hortensis L.

Clos (14), en 1857, a décrit chez l'*Atriplex hortensis* L. deux sortes de graines différant par la couleur, noire ou rougeâtre, la forme déprimée ou

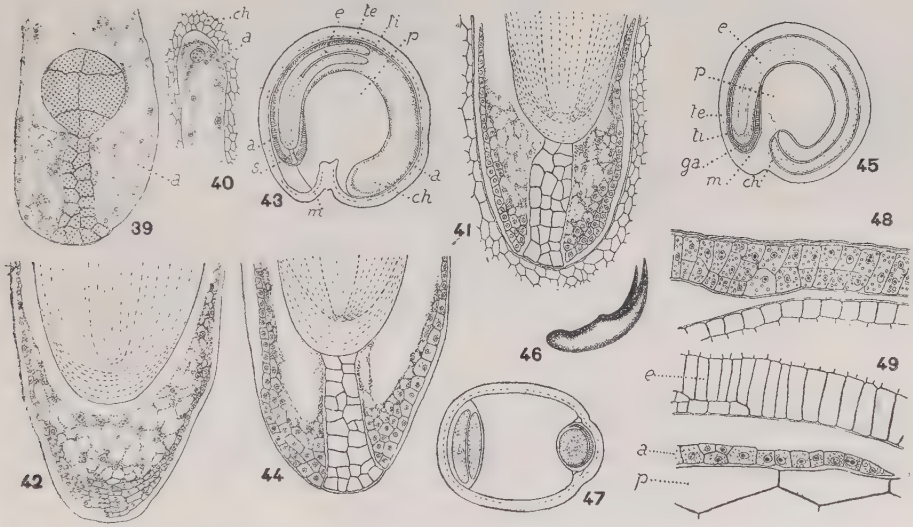

Fig. 39 à 49. — *Chenopodium Quinoa* Willd. — Les derniers stades de l'évolution de l'albumen. En 39, 41, 42 et 44, formation de la gaine ; en 40, chalaze ; en 43, différenciation de l'albumen dans le sac ; de 45 à 49, structure de la gaine à l'état adulte. G : 32 p. 45, 46 et 47 ; 40 p. 43 ; 300 p. 39 à 42 et 44 ; 520 p. 48 et 49.

lenticulaire, les dimensions des bractées qui les accompagnent, l'albumen, blanc et farineux ou brun et corné, et le pouvoir germinatif nul ou positif.

Moquin-Tandon (61) a également distingué pour la même espèce deux sortes de graines, les unes verticales, variables quant à leur couleur et à leur forme, les autres horizontales, sessiles, non protégées par des bractées. En 1904, F. M. Cohn (15) reprend l'étude de ce phénomène d'hétérocarpie : les premiers stades du développement sont identiques pour toutes les graines ; les différences, portant surtout sur les téguments, débutent au moment où l'embryon est globuleux. Certains types de graines sont noirs ; leur tégu-

ment externe est épaissi, elles présentent le même aspect extérieur que les graines de *Chenopodium* ; les autres graines, jaune pâle, ont des téguments minces et sont beaucoup plus volumineuses. Il décrit chez celles-ci un étui cellulaire entourant à maturité la base de la radicule ; il attribue l'origine

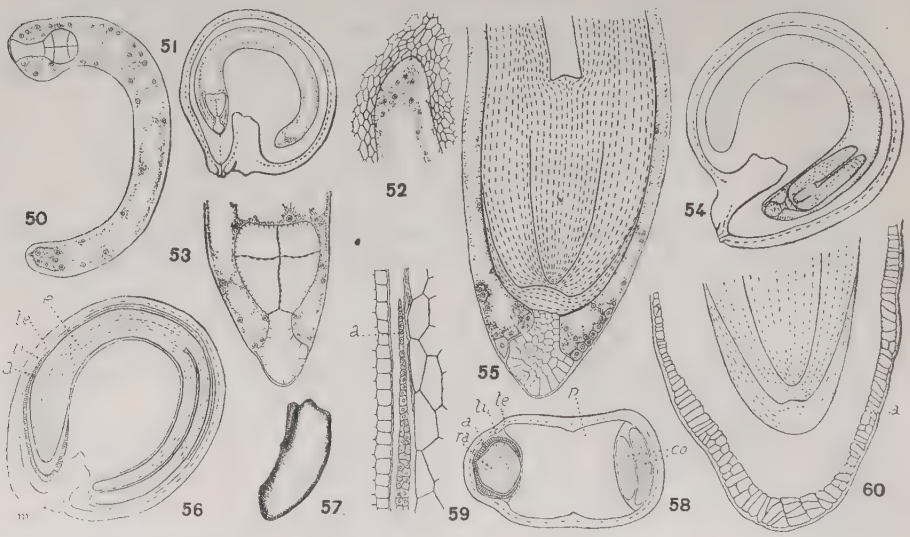

Fig. 50 à 60. — *Atriplex hortensis* L. — Différents stades de l'évolution de l'albumen. En 51, 54 et 56, répartition de l'albumen dans le sac ; en 50, 52, 53, stade nucléaire ; en 55, stade cellulaire ; de 57 à 60, structure de la gaine adulte. G : 11 p. 56 à 58 ; 27 p. 51 et 54 ; 100 p. 50, 52, 53, 55, 59 et 60.

de ce tissu à un restant de nucelle comprimé dans la partie micropylaire par l'accroissement du sac embryonnaire ; il le compare à la coiffe « analogue » décrite par Gibbs (23) chez les Alsinoïdées. C'est sur ce type de graines, de beaucoup les plus nombreuses, que nous avons suivi le développement de l'albumen et la formation de la gaine radiculaire.

La graine des *Atriplex* offre avec celle des *Chenopodium* une ressemblance frappante. On peut ajouter, avec A. Meunier (p. 38), que les « phénomènes de l'évolution de l'amande ne sont que la réédition de ceux dont les *Chenopodium* ont donné l'exemple », et constituent un commencement de preuve des généralisations auxquelles conduit l'étude de ces plantes.

Dans l'ovule de l'*A. hortensis*, après la fécondation, le sac embryonnaire offre déjà un certain développement. Cependant l'évolution de l'albumen dans son intérieur ne semble pas procéder aussi rapidement que chez les *Chenopodium*. Ainsi le sac de la figure 50, qui a atteint environ les deux tiers de sa lon-

gueur définitive et possède un corps embryonnaire déjà bien sphérique, présente un albumen encore peu développé, constitué par des amas chalaziens et micropylaires assez peu denses, et des files pariétales de noyaux peu nombreux, de petite taille, dans un plasma mince et peu compact. Au moment où vont apparaître les cotylédons, le sac embryonnaire comme le montre la figure 51 a atteint presque la chalaze. Cependant, au micropyle (fig. 53) l'albumen se réduit à quelques noyaux disséminés dans une couche mince de plasma tapissant les parois du sac et le corps embryonnaire. Quelques travées protoplasmiques apparaissent, mais, à aucun moment, il ne se constitue un véritable réseau comme dans le genre *Chenopodium*. En 52, on peut voir que l'appareil nucléaire chalazien se réduit à quelques noyaux dont quelques-uns offrent déjà quelques signes de désintégration. Le plasma environnant est peu dense et peu chromatique. Les antipodes sont disparues ; il n'en reste nulle trace.

En 55, les cotylédons ont atteint un certain degré de croissance, comme le montre, en 54, le schéma de la même coupe ; il ne s'est pour ainsi dire pas constitué de tissu alvéolaire ; tout à fait au fond du sac apparaissent déjà des cellules d'albumen nettement séparées par des parois ; au-dessus, tout autour de l'embryon et, plus haut, en couches minces pariétales persistent des noyaux isolés accompagnés de peu de protoplasme. On remarquera que le suspenseur est assez gros, qu'il s'est fortement élargi à la base, s'appliquant très étroitement contre les parois du sac ; tout porte à croire que ces caractères particuliers du suspenseur ne sont pas sans rapports avec l'appauvrissement et la faible multiplication des éléments de l'albumen dans cette région. Les fonctions dévolues à l'albumen se trouveraient en grande partie remplies par le gros suspenseur élargi et aplati contre la paroi du fond.

La figure 56 représente la coupe de la graine à peu près arrivée à maturité. L'embryon remplit toute la cavité du sac et il a résorbé la totalité de l'albumen nucléaire. Seule, persiste la gaine radiculaire dont la figure 57 donne la forme générale. On voit que cet étui se trouve assez profondément ouvert du côté intérieur, ce que confirme la coupe transversale de la figure 58, dans laquelle la gaine ne forme pas un anneau complet, mais dessine seulement une courbe arrondie ouverte étroitement du côté du centre de la graine. Dans son extension, la gaine, assez courte, n'atteint pas la moitié de la radicule. La figure 58 représente quelques

cellules de l'extrémité supérieure interne de cette gaine, qui va s'amincissant, comprimée entre le périsperme et le corps embryonnaire. La figure 60 montre la disposition cellulaire qu'elle offre à la base de l'embryon. Les parois de ces cellules ne sont pas épaissies et restent de nature cellulosique. Le contenu cellulaire offre les mêmes réactions que le contenu des mêmes cellules, chez les *Chenopodium*, mais la cuticule interne est moins épaisse et se colore moins bien.

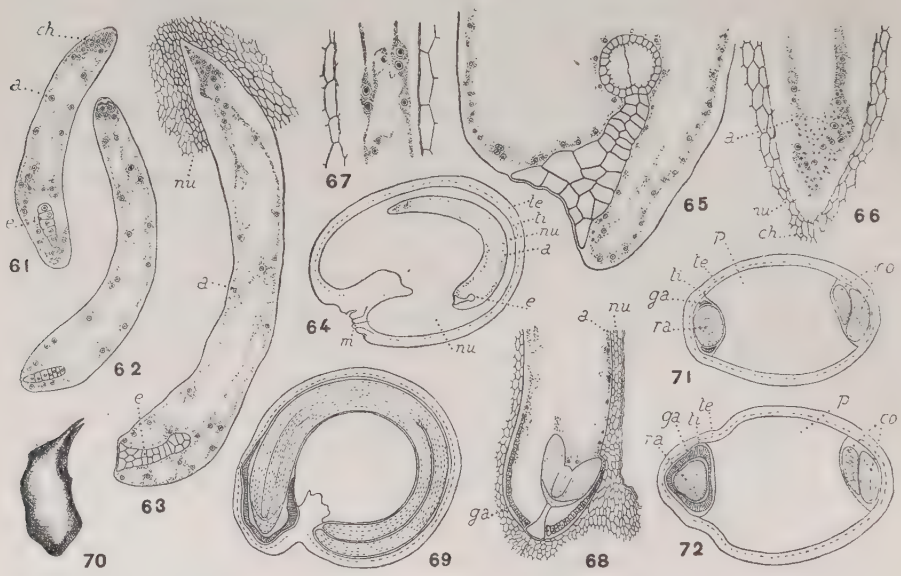

Fig. 61 à 72. — *Spinacia oleracea* L. — L'albumen au cours du développement de la graine. De 61 à 64, premiers stades ; 65 et 68, partie micropylaire ; 66, partie chalazienne ; 67, partie centrale : 69 à 72, état adulte. G : 11 p. 69 à 72 ; 14 p. 64 ; 27 p. 68 ; 100 p. 61 à 63, 65 et 66 ; 205 p. 67.

Spinacia oleracea L.

Aucun travail n'a été publié sur le développement de l'albumen dans ce genre. Les recherches sur le *Spinacia oleracea* L. de Stomps (80) 1910, et de Tuschnjakowa (85), 1929, portent sur l'étude des chromosomes au cours des divisions nucléaires et sur la formation des grains de pollen. Dans son travail, Meunier (60) décrit les téguments des *Spinacia* et les modifications profondes qui interviennent dans leur évolution, comparativement à la structure classique des téguments chez les *Chenopodium*.

Les *Spinacia* sont très voisins des *Atriplex*. Les deux genres appartiennent à la même tribu, celle des Atriplicées, de la sous-

famille des Cyclolobées. On se montrera donc peu surpris de trouver bien peu de différences dans l'histoire de l'albumen transitoire des deux plantes.

Chez le *Spinacia oleracea*, cependant, l'albumen nucléaire après la fécondation apparaît plus abondant que chez l'*Atriplex hortensis*. Les figures 61 et 62 qui représentent des sacs encore jeunes avec des proembryons n'ayant pas dépassé le stade octocellulaire, montrent des noyaux d'albumen libres assez nombreux et le plasma paraît plus abondant. Les antipodes ont disparu de bonne heure. En 63, les groupes nucléaires sont en voie de séparation : le groupe chalazien est déjà compact et se montre constitué de noyaux d'assez grosses dimensions ; les deux couches pariétales s'organisent mais ne comportent encore, cependant, que des noyaux assez écartés les uns des autres.

Les cellules du nucelle qui sont au voisinage du groupe nucléaire chalazien se font remarquer par leur aspect spécial et un épaississement marqué de leurs parois. Elles constituent là une zone distincte qui s'étend sur l'ensemble du tracé futur du sac embryonnaire et qui semble déjà soumise à l'action des liquides digestifs ; les épaississements des parois sont dus, selon toute apparence, à une modification de la cellulose transformée en une matière glucidique moins condensée. Cette zone en effet, disparaît sous la poussée de l'haustorium chalazien.

Dans la région micropylaire, s'observe, d'une manière encore moins marquée que chez l'*Atriplex*, une accumulation des éléments endospermiques. La figure 65, empruntée à la jeune graine dont la coupe schématique est dessinée en 64, donne une idée de l'état de l'albumen dans cette région. On n'y remarque que quelques noyaux libres irrégulièrement disséminés sur les parois du sac et à la limite du corps proembryonnaire. Il ne s'est pas constitué de tissu alvéolaire, aucun réticulum plasmatique, avec noyaux aux nœuds du réseau, n'a été observé ; il ne s'est pas encore différencié de cellules d'albumen au fond du sac. Par contre, on remarque, comme chez l'*Atriplex*, que le suspenseur de l'embryon est fortement développé ; il offre un aspect pyramidal allongé avec une base très élargie et étroitement appliquée contre les parois du sac. Les relations que nous avons relevées entre ce suspenseur et le développement de l'albumen dans cette région chez l'*Atriplex*, se retrouvent donc les mêmes chez le *Spinacia*.

A peu près aux mêmes stades (fig. 66), l'haustorium chalazien

paraît assez compact ; les noyaux y sont assez nombreux, de dimensions inégales ; d'abondantes et assez grosses granulations chromatiques indiqueraient que beaucoup de ces noyaux se désagrègent. La figure 67 représente une portion des couches pariétales à peu près à la même période du développement : les noyaux ne constituent pas une file étroite et régulière ; ils se trouvent souvent groupés par deux ou trois et beaucoup se détachent de la paroi entraînant des filaments de protoplasme.

La figure 68 montre que, à la croissance des cotylédons, correspond, au fond du sac, l'organisation cellulaire des éléments de l'albumen ; il se constitue une seule assise cellulaire peu étendue et tous les autres éléments disparaissent.

En 69, la coupe schématique montre la disposition générale des parties dont se compose la graine adulte. Le sac a subi un accroissement considérable et l'embryon, à l'origine, très profondément enfoncé dans le nucelle (fig. 64), s'est allongé jusqu'au micropyle, tandis que les cotylédons, atteignant la chalaze, forment un anneau presque complet. On voit que la gaine, seuls restes de l'albumen, occupe seulement une étendue correspondant au quart de la longueur de la radicule.

La figure 70 représente la forme de cette gaine, qui produit, comme chez les *Chenopodium*, deux pointes latérales. Plus étendue sur le côté extérieur qu'à l'intérieur, elle présente des parties plus épaissies, comportant plusieurs assises de cellules, notamment à la partie inférieure de la face interne. La coupe transversale de la graine (fig. 71) montre la position des deux pointes que la gaine pousse à droite et à gauche de la radicule ; la figure 72 qui intéresse un niveau plus bas montre la gaine entourant totalement la radicule, mais présentant néanmoins une épaisseur plus faible sur la face interne.

Comme on le voit, la morphologie extérieure de la gaine offre quelques différences intéressantes. Elle n'est pas absolument semblable quant à sa forme ni quant à ses dimensions dans les différents exemples que nous avons examinés dans cette sous-famille des Cyclolobées cependant si homogène à beaucoup d'autres points de vue.

Salsola Kali L.

F. Hegelmaier (30), en 1885, a étudié, chez le *Salsola Kali* L., les premiers stades du développement de l'albumen, puis les profondes modifications que subit l'ovule dans sa structure au cours de la croissance du sac. En

1890, Meunier (60) s'attachant à l'étude du tégument des Cyclospermées, signale les différences qui, dans le développement du spermoderme, séparent les *Salsola* des autres Chénopodiacées ; il note le développement considérable de l'embryon et la réduction concomittante de l'albumen nucellaire. L. G. Romell (67), en 1919, envisage le mode de formation du sac embryonnaire puis essaie d'expliquer la disposition de l'embryon par la double courbure à laquelle il est soumis, tantôt à droite, tantôt à gauche, au cours du développement ovulaire.

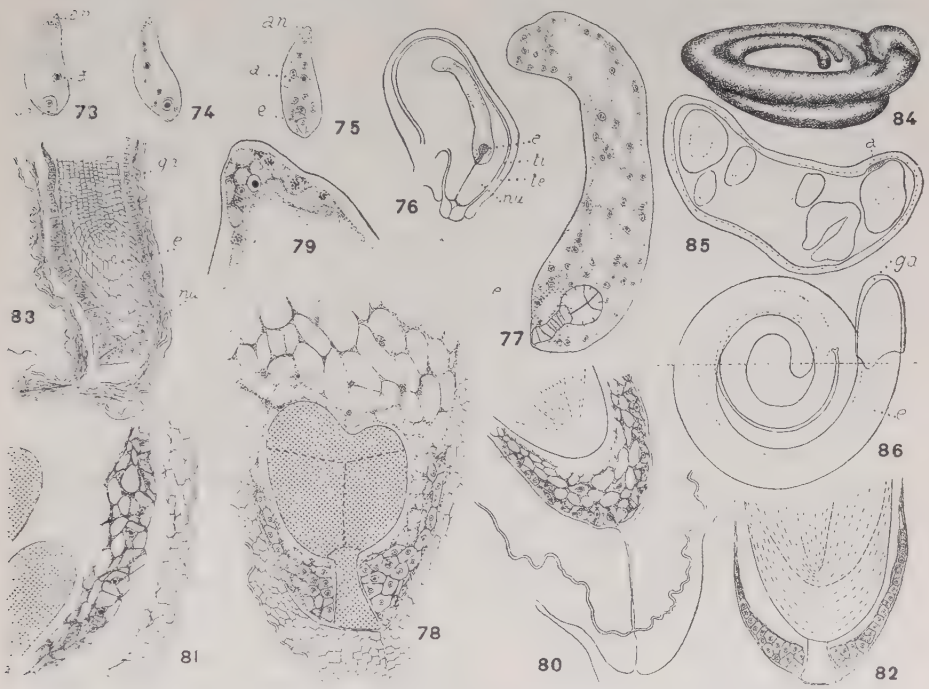

Fig. 73 à 86. — *Salsola Kali* L. — Le développement de l'albumen. En 73, 74 et 75, premières divisions nucléaires ; de 76 à 78, phase de construction ; en 79, 80 et 81, phase de résorption ; de 82 à 86, graine adulte. G : 21 p. 84, 85 et 86 ; 27 p. 76 ; 100 p. 73, 74 et 75, 77 à 83.

Cette plante appartient à la sous-famille des Spirolobées ; elle diffère des précédentes par l'embryon spiralé et la présence très réduite ou même nulle de périsperme. Dans l'histoire de l'albumen vrai, elle offre, en outre, d'autres particularités qui la distinguent des autres espèces déjà examinées.

L'ovule n'est pas nettement campylotrope ; il est presque anatrope avec un raphé assez prolongé. Le sac embryonnaire, placé peu après la fécondation au centre du nucelle, est presque droit, court et large (fig. 73) ; les antipodes bien distinctes

demeureront visibles assez longtemps. En 74, on peut voir que le noyau primaire d'albumen s'est déjà divisé à peu près trois fois, alors que l'oospore est encore indivise ; les premiers noyaux d'albumen de grosseur quelque peu variable sont irrégulièrement dispersés dans un protoplasme peu vacuolaire ; ces caractères de l'albumen se retrouvent un peu plus tard (fig. 75) quand l'embryon est déjà tri ou quadricellulaire. Quand la partie supérieure du proembryon devient sphérique (fig. 76-77), le sac, profondément enfoncé dans le nucelle, s'allonge encore en amorçant une courbure assez brusque déterminée par la forme de l'ovule. Cette forme, en effet, diffère de celle des Cyclolobées : l'ovule, à l'état jeune, n'est pas nettement campylotrope et quand il se courbe, à un stade plus avancé, la courbure ne se produit pas dans le plan médian, mais dans un plan différent amorçant ainsi un mouvement en spirale. A ce stade, l'albumen présente de nombreux noyaux à gros nucléoles doubles ou lobés, quelquefois multiples ; la masse plasmatique est importante et présente des travées qui la divisent en vastes alvéoles irrégulières ; au cours de cette période, le sac s'accroit rapidement en longueur et en largeur, aux dépens du tissu nucellaire, aussi bien aux dépens des régions internes que des régions externes de ce tissu. Lorsque les protubérances cotylédonaires ont commencé leur développement, l'embryon tout entier (fig. 78) se trouve entouré d'une masse d'albumen ayant acquis les caractères du tissu spongieux ; la trame du réseau est particulièrement délicate à la partie placée au-dessus de l'embryon ; les trabécules plasmatiques y sont très fines et les noyaux occupant les nœuds du réseau petits. A la base de l'embryon, autour du suspenseur, il s'est développé très peu de réticulum plasmatique : très tôt des cloisons sont apparues entre les noyaux et un tissu cellulaire épais de trois à quatre assises occupe le fond micropylaire. Au voisinage des parois latérales, la disposition est celle de noyaux libres plus ou moins régulièrement équidistants ; à peu près vers le même moment, à la chalaze (fig. 79), l'appareil protoplasmique commence à se désagréger : les noyaux répartis dans la masse plasmatique très granuleuse et chromatique perdent la netteté de leurs contours et les grosses granulations qu'ils présentent donnent à penser que leur disparition procède par pycnose. Plus tard, quand apparaît, à l'extrémité radiculaire l'organisation cellulaire des tissus embryonnaires (fig. 80), le tissu spongieux, autour de l'embryon, est résorbé ; mais par contre,

la formation des cellules s'étend le long des parois du sac, sans cependant dépasser beaucoup l'extrémité des cotylédons (fig. 81). Ceux-ci s'accroissent alors très rapidement et le sac gagne encore en épaisseur aux dépens des dernières assises du nucelle qui séparent le sac du tégument ovulaire interne. Le sac se développe encore dans le sens de la longueur, et, aux dépens des parties centrales du nucelle, forme une énorme cavité médiane où pénètre l'embryon qui amorce une deuxième spirale dans un plan inférieur à celui de la première. Au voisinage de la maturité (fig. 82) il ne subsiste de l'albumen que la gaine à la base de l'embryon ; elle entoure encore le suspenseur, mais quand celui-ci sera résorbé, la gaine sera continue, fermée à son extrémité (fig. 83). Dans la graine mûre, cette gaine est assez réduite ; elle forme une couche unicellulaire qui s'étend sur une faible longueur à la surface de la radicule. Le nucelle a tout à fait disparu sauf quelques résidus en voie de désagrégation dans les espaces libres encore entre les spirales de l'embryon. A maturité, il n'y a donc pas à proprement parler de périsperme ; les réserves s'accumulent dans l'embryon. D'autre part, les téguments, très réduits, ont subi de profondes modifications ; la cuticule interne (*c''* du schéma de Meunier) a pris un développement considérable et un aspect ondulé caractéristique.

L'embryon forme deux spirales superposées (fig. 84) : 1° une spirale supérieure constituée par la radicule et l'axe hypocotylé ; 2° une spirale inférieure commençant au point d'attache des cotylédons et formée uniquement par ces organes.

Quelquefois le cotylédon externe, très long, amorce une troisième spire et, le plus souvent, le cotylédon interne se replie dans la cavité centrale en remontant selon la verticale. Aussi, à maturité, lorsque la dessiccation a contracté les téguments qui compriment eux-mêmes l'embryon, il n'y a plus réellement aucun espace libre entre les spires de l'embryon lui-même en contact étroit avec les couches tégumentaires.

La figure 85 représente une coupe transversale schématique de la graine montrant les deux plans superposés d'enroulement des spires. En 86, se trouve schématiquement reproduit sur un même plan l'ensemble de l'embryon avec ses spires. On peut voir sur cette figure le degré de développement de la gaine radiculaire ; ses limites supérieures ne dépassent pas la cavité légèrement latérale qui correspond à l'apex de l'ovaire.

Cette structure si particulière de l'embryon résulte d'un pro-

cessus de développement assez complexe dont Romell (67) a tenté de donner l'explication. Il a remarqué que l'enroulement de l'embryon se produit tantôt dans un sens tantôt dans l'autre. Nous avons pu examiner, un lot de graines de *S. Kali* provenant du Jardin Botanique de Coimbra. Pour 43 % d'entre elles, l'embryon s'enroulait de droite à gauche et 57 % amorçaient leur spirale de gauche à droite, ce qui confirme les observations de Romell. Ces deux dispositions différentes s'expliqueraient par l'orientation que prend l'ovule au cours de son développement. Celui-ci subit un double mouvement à l'intérieur de l'ovaire : 1° tout d'abord vertical, il se recourbe le long du funicule comme tous les ovules anatropes ; 2° en outre de la courbure habituelle provoquant la campylotropie de l'ovule des Cyclospermées, se produit ensuite un mouvement de bascule dans le plan médian de l'ovule. C'est ce mouvement probablement déterminé par la forme de la cavité ovarienne, qui, se produisant soit à gauche, soit à droite du plan médian provoque l'enroulement dans un sens ou dans un autre. En effet, nous avons pu constater que cette inclinaison se produisait avant que l'embryon n'ait décrit sa première spire et que la seconde spire se prolongeait toujours dans un plan inférieur à la première. Il y a lieu de rapprocher de ce phénomène la position de l'ovaire fortement encastré dans d'étroites cavités à l'aisselle des tiges où se développent les inflorescences. Il paraît intéressant également de rapprocher cette orientation horizontale des graines de *S. Kali*, de la disposition également horizontale que prennent les graines sessiles de l'*Atriplex hortensis*.

AMARANTACÉES

Amarantus retroflexus L.

W. Hofmeister (33), en 1858, note l'identité de structure des ovules dans les différentes familles des Centrospermées, en particulier chez les Amarantacées, les Mésembrianthémacées, les Nyctaginacées et les Caryophyllacées. En 1880, A. Fischer (22) décrit le développement du sac embryonnaire du *Gomphrena decumbens* Jacq. En 1890, Meunier (60) signale l'identité de structure, tout à fait remarquable, des assises tégumentaires chez les *Amarantus* et chez les *Chenopodium*. Dahlgren (18), en 1916, étudiant les affinités des Plombaginales et des Primulales avec les Centrospermales, examine plusieurs espèces d'*Amarantus* et suit le développement du

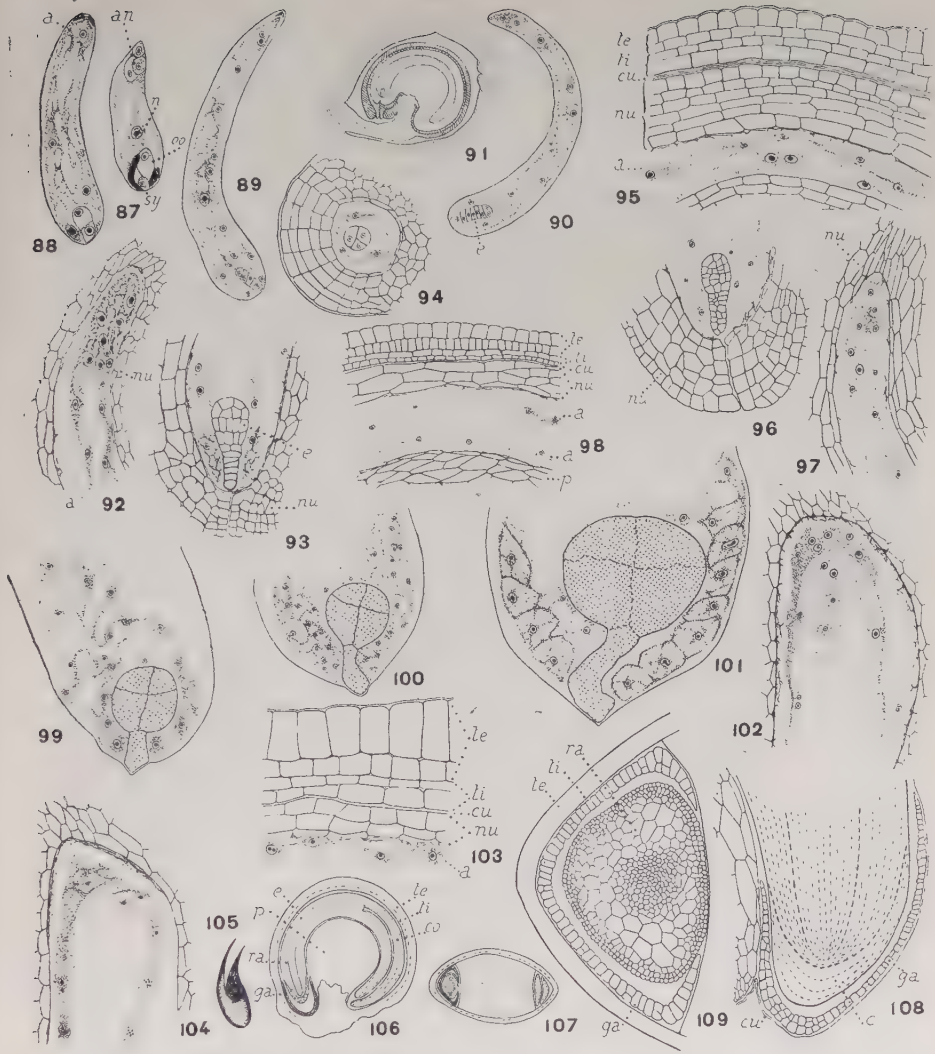

Fig. 87 à 109. — *Amarantus retroflexus* L. — L'évolution de l'albumen. De 87 à 90, premières divisions ; de 91 à 98, période de construction nucléaire ; de 99 à 102, stade vacuolaire ; 103 et 104, période de résorption ; de 105 à 109, état adulte. G: 11 p. 105 à 107 ; 100 p. 90, 108 et 109 ; 205 p. 87 à 89, 92 à 100 ; 300 p. 101 à 104.

sac à partir de la cellule-mère primordiale. A propos de l'albumen, il indique seulement que celui-ci tire son origine d'une libre division nucléaire, commençant simultanément avec la division de l'oospore. Dans un travail publié en 1931 par Woodcock (97) on trouve l'histoire complète de la formation de la graine de l'*Amarantus caudatus* L. L'auteur remarque, à la suite des divisions nucléaires libres de l'albumen, l'apparition des parois cellulaires dans la région du micropyle et la régression de ce tissu au fur et

à mesure de la croissance de l'embryon ; il mentionne la présence, à maturité, de la gaine radiculaire. Dans un tableau récapitulatif des caractères des graines des Caryophyllales, il attire l'attention sur la présence ou l'absence de l'endosperme et du périsperme dans les différentes espèces qu'il a étudiées. Il fait état des travaux de F. Malligson (57) 1922, qui avait déjà montré les étroites affinités existant entre les différentes familles groupées par Engler et Prantl dans l'alliance des Centrospermées. L. B. Kajale (46), en 1935, décrivant les premiers stades du développement du sac après fécondation chez l'*Alternanthera sessilis* R. Br. signale la persistance des antipodes qui prennent une position pariétale par suite de l'accroissement du sac aux dépens des parties chalaziennes du nucelle. Au sujet du *Digera arvensis* Forsk., V. Puri et B. Singh (64), 1935, ne s'attachent pas au développement de l'albumen, mais, discutant la classification des Centrospermées, estiment qu'il conviendrait de diviser le groupe en deux alliances ou sous-ordres : les Centrospermales et les Caryophyllales.

Chez le *Digera arvensis* Forsk. également, A. C. Joshi (44), en 1936, signale la position que prennent les antipodes contre la paroi latérale du sac. L. B. Kajale (49), en 1937, chez l'*Achyranthes aspera* L., décrit la formation de l'albumen, d'abord nucléaire, son organisation générale ultérieure en un tissu cellulaire dont il ne subsiste finalement que la gaine radiculaire. En 1937, R. Souèges (74) s'est uniquement occupé de la marche de la segmentation dans l'embryon de l'*Amarantus retroflexus* L. Enfin en 1937 également, A. C. Joshi et L. B. Kajale (45), font remarquer que, chez le *Digera arvensis*, l'albumen se développe conformément au *type Silene* de Rocèn (66) 1927, tandis que chez l'*Alternanthera sessilis*, l'albumen ne devient cellulaire que dans la partie micropylaire du sac, ne se constituant ailleurs que des noyaux libres comme dans le *type Melandrium* de Rocèn. Nos recherches ont porté sur plusieurs espèces d'*Amarantus*, l'*A. caudatus*, l'*A. viridis* et l'*A. retroflexus* ; mais c'est sur cette dernière qu'il nous a été permis de suivre l'ensemble du développement de l'albumen. Quelques recherches fragmentaires sur l'*A. speciosus* et l'*Achyranthes argentea* nous ont confirmé, au moins dans ses grandes lignes, le caractère tout à fait homogène des phénomènes relatifs au comportement de l'albumen vrai dans la sous-famille des Amarantées.

Il n'y a pas lieu d'être surpris des analogies qu'offre dans le développement de l'albumen, l'*A. retroflexus* avec les espèces de Chénopodiacées qui viennent d'être examinées, puisque la famille des Amarantacées a été longtemps, par de bons auteurs (Baillon), comprise dans les Chénopodiacées dont elle diffère surtout par le périgone scarieux.

Les antipodes, nettement distinctes au moment de la fécondation (fig. 87), disparaissent peu après, assez tôt, comme le montrent les figures 88 et 89.

Au stade du proembryon bicellulaire, l'albumen comprend quatre noyaux seulement, dont deux restent au voisinage de l'embryon, tandis que les deux autres s'en séparent nettement, l'un

gagnant le cul-de-sac chalazien. En 89, les noyaux devenus plus nombreux apparaissent uniformément répartis dans le sac, mais offrent des dimensions inégales. Le protoplasme ne présente pas de vacuole centrale plus étendue que les autres ; il se montre creusé de cavités de formes et de dimensions variables.

En 90, on observe le commencement de la condensation du plasma chalazien qui, en 92, est déjà très prononcée ; la masse plasmatique très dense renferme de nombreux noyaux, certains de dimensions anormales ; en même temps, les couches pariétales, externe et interne, s'organisent (fig. 91 et 92). Le schéma montre l'extension qu'a pris, à ce moment, le sac embryonnaire aux dépens du tissu nucellaire. Au micropyle, le plasma reste peu dense et les noyaux sont encore peu nombreux. Ils entourent le jeune embryon (fig. 93 et 95) qui se trouve complètement enveloppé par la masse plasmatique comme le démontre la coupe transversale figurée en 94. Dans la partie micropylaire les conditions commencent à se modifier lorsque l'embryon a atteint sa forme sphérique (fig. 99) ; les vacuoles protoplasmiques tendent à dessiner un réseau encore peu distinct. En 100, les noyaux sont devenus plus nombreux, ainsi que les vacuoles, séparées maintenant par de fines travées protoplasmiques ; toute la partie micropylaire du sac se trouve occupée par une masse d'albumen nucléaire assez consistante.

Pendant ce temps, dans la partie centrale du sac, les deux couches pariétales de noyaux sont devenues visiblement actives : en 95, les tissus nucellaires sont profondément entamés du côté externe ; en 98, 103, le nucelle ne présente plus au voisinage du tégument interne (*ti*) que trois et deux assises qui seront bientôt résorbées totalement jusqu'à la cuticule nucellaire (*cu*) ; du côté interne, l'activité semble peu intense, alors que, bientôt, longtemps avant la maturité de la graine, toutes traces de couches pariétales ont disparu sous la poussée des cotylédons.

L'haustorium chalazien, conserve à peu près pendant le même temps son activité ; en 97, on voit qu'il contribue nettement à l'accroissement du sac en profondeur ; en 102, parvenu au terme de son mouvement de pénétration, il offre une différenciation très nette de son contenu : tout à fait au fond du sac, au voisinage du nucelle en voie de résorption, la masse plasmatique est plus dense et plus colorable. En 104, la désagrégation est assez avancée ; on peut voir qu'elle coïncide à peu près avec celle des couches pariétales.

Au moment où les cotylédons vont commencer leur croissance (fig. 101), la portion d'albumen occupant le sommet micropylaire s'organise en une couche cellulaire, d'abord assez imprécise et peu consistante. Une modification importante apparaît dans la disposition du réseau plasmatique : les noyaux qui, dans le tissu spongieux, occupaient les nœuds du réticulum (fig. 100) viennent maintenant occuper le centre de l'espace circonscrit par les grandes trabécules différenciées en véritables parois. Dans ce même temps, tout ce qui n'est pas cellulaire se résorbe et disparaît, tandis que s'accroissent rapidement les cotylédons. Ceux-ci forment avec l'hypocotyle un anneau presque fermé autour du tissu compact et déjà riche en amidon du périsperme.

La figure 108, d'une manière détaillée, et la figure 106, d'une façon schématique, donnent en coupe longitudinale, une idée de l'étendue de la gaine dans la graine adulte et de sa structure cellulaire. La figure 109, correspondant à la coupe transversale figurée schématiquement en 107 montre nettement que la gaine s'étend plus du côté externe que du côté interne. Enfin, la figure 105 représente sa forme générale : si la gaine s'étend un peu moins du côté interne que du côté externe, on peut voir que, latéralement, elle se développe au contraire de manière remarquable en deux prolongements amincis. Cette disposition est l'opposé de celle qu'offre la gaine chez les *Chenopodium*.

En somme, trois caractères assez particuliers s'observent dans le développement de l'albumen chez l'*Amarantus retroflexus* : 1° il ne se différencie pas de couche cellulaire contre les parois latérales, les couches pariétales demeurant nucléaires jusqu'au moment de la résorption ; 2° dans le cul-de-sac chalazien, deux zones de plasma se différencient, l'une très épaisse au fond du sac, l'autre plus claire, moins contractée ; 3° enfin la gaine, peu étendue, dans la graine mûre, présente deux prolongements latéraux, deux pointes accentuées qui n'ont pas été observées dans les autres espèces.

Celosia cristata L.

La tribu des Célosiées a donné lieu à peu de travaux. En 1856, H. Braun (12) étudiant la parthénogenèse cite chez le *Celosia argentea* L. un cas de polyembryonie. L. Guignard (25), en 1882, examine la formation du sac embryonnaire du *Celosia argentea* L. et du *Gomphrena globosa* L. qu'il range dans les Nyctaginacées. En 1890, Meunier (60) souligne chez le

Celosia cristata L. la différenciation stalactiforme très nette de l'assise tégumentaire externe, identique, quant à sa structure, à celle des *Amarantus* et des *Chenopodium*.

Nous avons suivi depuis la fécondation jusqu'à la maturité de la graine l'évolution de l'albumen chez le *Celosia cristata* L.

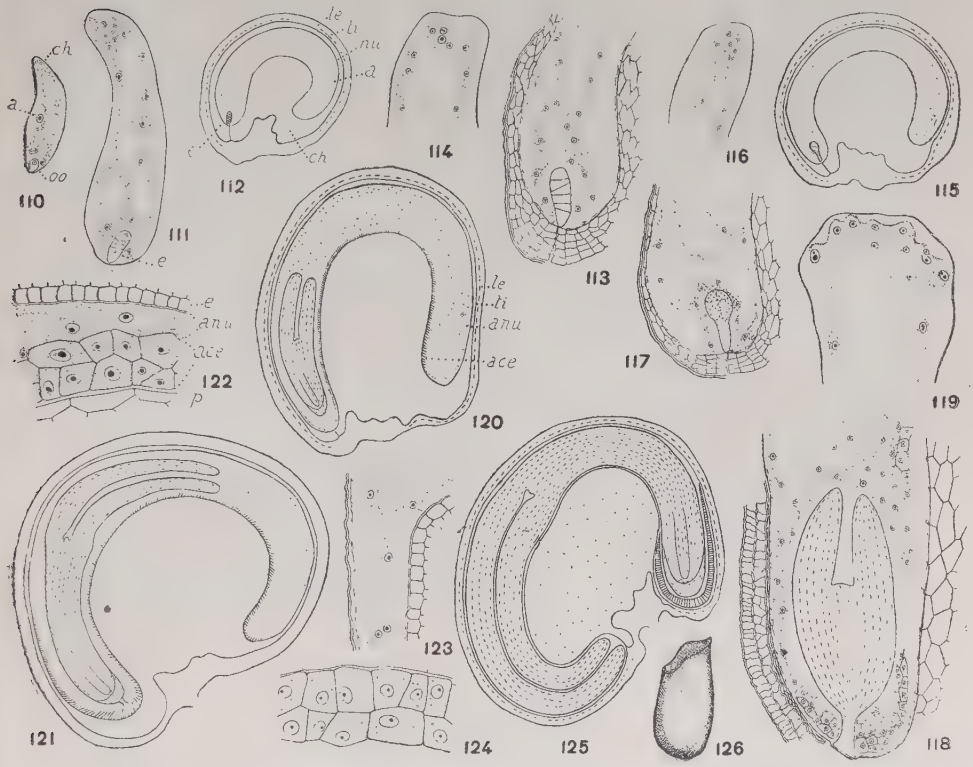

Fig. 110 à 126. — *Celosia cristata* L. — La formation de la gaine de l'albumen. De 110 à 117, organisation de l'albumen nucléaire ; en 118 et 119, construction cellulaire ; en 120, 121, répartition de l'albumen dans le sac ; en 122 et 123, résorption pariétale ; 124 à 126, structure de l'albumen à maturité. G : 27 p. 112, 115, 120 et 121, 125 et 126 ; 100 p. 110 et 111, 113 et 114, 116 à 119 ; 300 p. 122 à 124.

Avant toute segmentation de l'oospore, les antipodes sont déjà disparues (fig. 110) et le noyau primaire d'albumen s'est déjà divisé. Au stade du proembryon quadricellulaire (fig. 111), le sac s'est très notablement agrandi, tant en profondeur qu'en largeur ; les noyaux d'albumen se sont multipliés ; ils commencent à se disposer le long des parois, en couches pariétales ; l'amas chalazien, déjà compact, comporte d'assez nombreux noyaux souvent plus petits que ceux du reste du sac. Le plasma présente de

grosses vacuoles d'aspect tout à fait irrégulier ; il ne constitue pas un véritable réticulum et jamais, même dans la région micropylaire, il ne s'organise en un tissu spongieux caractéristique. Comme conséquence sans doute de la condensation précoce du plasma chalazien, le sac, très tôt, s'enfonce profondément dans la nucelle (fig. 112) en se recourbant de manière très accentuée. A ce moment des couches pariétales de noyaux libres d'albumen tapissent régulièrement les parois. La résorption des couches nucellaires externes s'effectue rapidement, tandis que le sac atteint son développement définitif (fig. 115). Très peu après, parvenu à la chalaze, l'haustorium qui contient des noyaux petits et peu nombreux, devient moins compact, moins abondant en plasma (fig. 114, 119) et commence à se résorber. En 113 et en 117, le jeune embryon ne se trouve encore entouré que d'un albumen nucléaire offrant des travées protoplasmiques irrégulières avec des noyaux assez diversement dispersés. La comparaison entre ces deux dessins permet de se rendre compte de la rapidité avec laquelle le tissu nucellaire voisin du sac arrive à se résorber. En 117, où l'embryon vient seulement d'atteindre sa forme sphérique, il n'existe plus déjà qu'une assise nucellaire, sous les téguments, même dans la région micropylaire. L'embryon se trouve ainsi très voisin des téguments, contrairement à ce qui s'observe chez les espèces précédemment étudiées (sauf chez le *Beta trigyna*) où le sac embryonnaire reste plus tardivement enfoncé dans le nucelle.

Plus tard, lorsque les cotylédons sont déjà assez avancés dans leur croissance (fig. 120), l'albumen nucléaire, au voisinage immédiat des parois, se transforme en albumen cellulaire, d'abord à la base de l'embryon, puis dans toute la partie micropylaire du sac (fig. 118). Tandis que, sur la face interne, les cloisons continuent à se former tout le long du sac, jusqu'à la chalaze, sur la face externe, la formation de l'albumen cellulaire ne dépasse pas les limites de la partie hypocotylée de l'embryon (fig. 120 et 121). Dans ces figures, la partie cellulaire de l'albumen *ace*, se trouve représentée par des hachures, la partie nucléaire *anu* par du pointillé.

La partie cellulaire prend un développement qui semble plus considérable que dans la plupart des espèces précédemment étudiées. La figure 122 donne le détail des couches cellulaires formées sur la paroi interne du sac au niveau des cotylédons. On voit, dans cette même figure, que la portion d'albumen *anu*,

au voisinage de l'embryon *e*, demeure nucléaire. Cette portion, qui occupe la quasi totalité de l'étendue du sac, sera la première à disparaître dans la phase de résorption ; en 121 déjà, il n'y a plus d'albumen nucléaire à la base de l'embryon ni sur la face interne du sac ; il en subsiste encore sur la face externe, comme le montre la figure 123 qui intéresse le voisinage immédiat de l'extrémité du cotylédon externe. La gaine d'albumen, dont la figure 118 montre le début de l'organisation cellulaire, forme un étui qui, à maturité, s'étend un peu plus sur la face externe que sur la face interne (fig. 125). C'est ce que confirme le dessin donné en 126 où la gaine apparaît courte, assez large, en forme de doigt de gant, mais légèrement creusée avec des bords irréguliers ; en outre, elle n'offre pas les prolongements latéraux caractéristiques observés dans les *Amarantus*. Elle est constituée par deux ou plusieurs assises de cellules assez grandes, peu régulières, dont le contenu dense présente de nombreuses granulations. Les noyaux, assez gros, possèdent en général un seul nucléole, petit, mais très facilement colorable ; les parois sont très minces et de nature cellulosique (fig. 124).

En somme, le développement précoce du groupe chalazien, l'accroissement rapide du sac qui semble en être la conséquence, la différenciation de l'albumen cellulaire uniquement sur toute la face interne et la forme générale de la gaine sont des caractères qui paraissent assez particuliers au *Celosia cristata*.

PHYTOLACCACÉES

Phytolacca decandra L.

En 1885, F. Hegelmaier (30) a décrit le développement nucléaire de l'albumen chez le *Phytolacca decandra* L. Il le trouve conforme à ce qui a été déjà observé chez les Chénopodiacées. Il note la présence d'une forte accumulation nucléo-plasmatique chalazienne dont il ne peut établir l'origine, la rapportant à une fragmentation des antipodes ou à une multiplication des noyaux d'albumen. En 1885 également, C. O. Harz (27), considère que la réserve nutritive dans le genre *Phytolacca* se compose de deux parties : un gros périsperme central contenant de l'amidon et une petite masse d'endosperme, en forme de calotte, recouvrant la radicule, contenant des corps gras et de l'aleurone, mais pas d'amidon. Meunier (60), en 1890, pour ce qui est des téguments, rapporte le *Phytolacca decandra* au type chénopodique. Heimerl, en 1894, confirme dans Engler et Prantl (32) le rôle de réserve du périsperme « amylacé ou gras ». En 1905, I. F. Lewis (53), dans

une étude sur le développement de la graine du *Phytolacca decandra* L. mentionne les principales particularités qu'offre l'évolution de l'albumen, à savoir : les divisions nucléaires qu'il estime amitotiques, les files pariétales

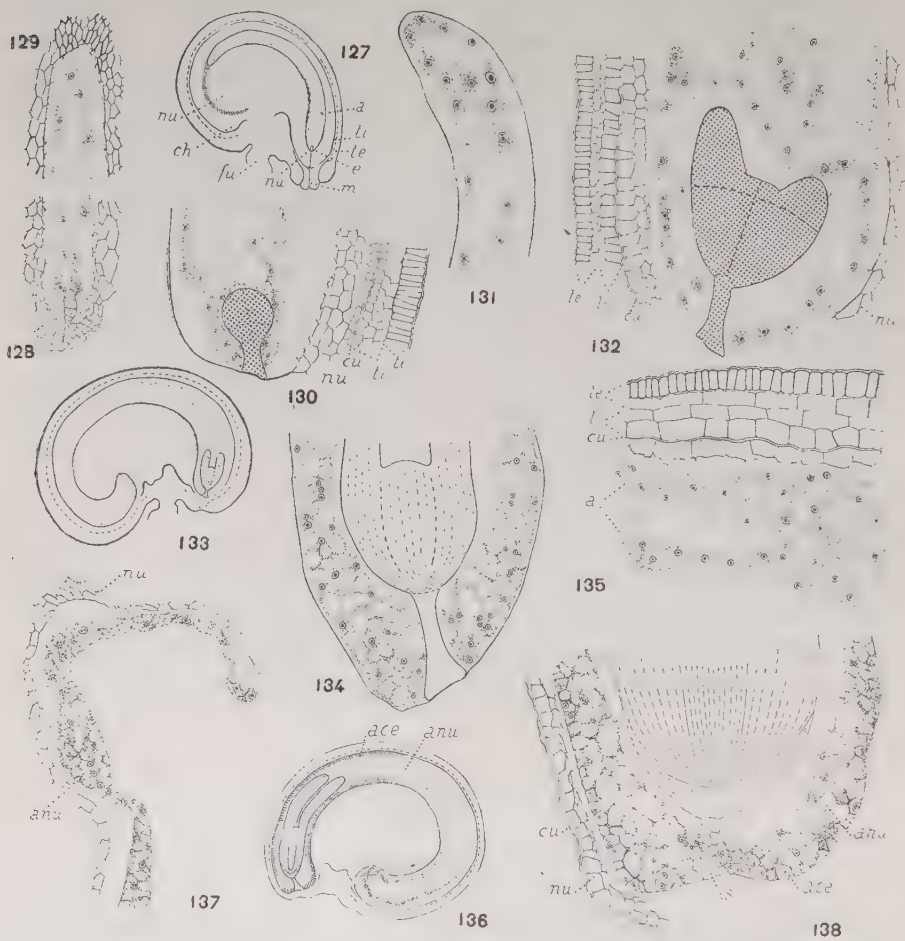

Fig. 127 à 138. — *Phytolacca decandra* L. — Les premiers stades du développement de l'albumen. De 127 à 132, albumen nucléaire ; en 133, 134 et 135, albumen vacuolaire ; de 136 à 138, apparition des cloisons. G : 14 p. 133 et 136 ; 27 p. 127 ; 100 p. 128 à 132, 134 et 135, 137 et 138.

de noyaux, leur entassement à la chalaze, les cloisonnements qui s'étendent à la plus grande partie du sac, à la chalaze excepté, enfin la résorption de l'albumen dont il ne subsiste que la « cap » radiculaire jouant, lors de la germination, un rôle qu'il ne peut déterminer.

K. V. O. Dahlgren (18), en 1916, envisage la formation du sac embryonnaire chez le *P. decandra*. Il confirme le caractère nucléaire de l'albumen décrit par Hegelmaier, mais élève des doutes sur le caractère amitotique

des divisions des noyaux. E. F. Woodcock (90) 1924 traite encore du *Phytolacca decandra*. D'après cet auteur, les parois cellulaires s'établissent seulement dans la partie micropylaire du sac, où le tissu différencié se résorbe à maturité, sauf au voisinage de la radicule; il n'y subsiste qu'une gaine mince ne contenant ni aleurone ni amidon. J. Mauritzon (59), en 1934, donne quelques renseignements sur le développement de l'albumen ; des parois cellulaires se forment dans toute l'étendue du sac chez le *Rivina brasiliensis* et le *Petiveria alliacea* L. ; il admet, malgré l'opinion de Lewis à cet égard qu'il en serait de même chez le *Phytolacca decandra*. Il note la présence d'une calotte de nucelle, plus ou moins épaisse se développant au micropyle en séries cellulaires radiales.

Enfin A. C. Joshi et V. R. Rao (42), en 1936, signalent la présence de la gaine radiculaire d'albumen chez le *Gisekia pharnacioides* L.

Après la fécondation, le sac embryonnaire se trouve peu enfoncé encore dans les tissus du nucelle (fig 127) ; ceux-ci, entre l'extrémité antipodiale du sac et la chalaze offrent une différenciation assez particulière des cellules qui, sur ce trajet, se montrent plus allongées, plus étroites (fig. 127 et 129), formant comme une sorte de cordon conducteur ; les antipodes sont disparues. Le tégument interne est mince. Le tégument externe est plus épais ; son assise épidermique prend un très grand développement radial et devient, plus tard, le siège d'épaississements importants qui intéressent surtout la face externe, mais qui finissent par intéresser toute l'étendue de la cellule (Meunier, p. 50).

Le noyau primaire d'albumen se divise bien avant l'oospore et, plus tard (fig. 128), quand le proembryon est quadricellulaire, les noyaux d'albumen, au nombre de plus d'une vingtaine se répartissent à peu près uniformément dans toute la cavité ; ils ne sont pas plus nombreux à la chalaze que sur les parois ; dans la partie centrale se creuse une vaste vacuole, étroite et allongée (fig. 129). A un stade plus avancé, quand l'embryon proprement dit est devenu sphérique (fig. 130 et 131), les noyaux s'accumulent dans la région micropylaire et à la chalaze, et le sac s'enfonce rapidement dans l'intérieur du nucelle ; sa paroi extérieure est séparée des téguments par une couche de cinq à six assises de nucelle. Plus tard, quand les protubérances cotylédonaires sont déjà apparues, le plasma endospermique présente de larges alvéoles séparées par des travées plasmatiques d'épaisseur variable portant des noyaux très irrégulièrement espacés, parfois réunis par deux ou trois. Il se forme ainsi un tissu spongieux assez lâche qui occupe toute la région micropylaire, s'étendant bien au-dessus de l'embryon ; dans la figure 133, on

peut voir ce tissu spongieux (représenté en pointillé) qui occupe le tiers environ du volume du sac et se continue le long des parois en couches pariétales. Au cours du développement, le tissu spongieux devient beaucoup plus serré autour de l'embryon (fig. 134) ; les vacuoles qui le creusent sont plus petites et plus régulièrement espacées. En 135, on peut voir comment ce tissu spongieux micropylaire se prolonge, au delà du corps embryonnaire, en files pariétales séparées par une vaste vacuole allongée ; le sac, à cette période, s'est élargi, les tissus nucellaires du côté externe se trouvant à peu près totalement digérés : il n'en subsiste qu'une seule assise déjà entamée, limitée du côté du tégument interne par la cuticule nucellaire (la cuticule *c''* de Meunier).

A ce même moment, les cellules de l'épiderme du tégument externe ont pris un grand développement ; elles sont devenues très hautes, leur contenu a pris une teinte jaune foncé et des épaississements très accentués se sont formés sur les parois externes et latérales.

Lorsque l'embryon a atteint à peu près la moitié de la longueur du sac (fig. 136), celui-ci se montre entièrement rempli de tissu spongieux ; il n'y a de couches pariétales de noyaux que dans la région de la chalaze où la grosse vacuole centrale se trouve quelque peu élargie, mais très réduite dans sa longueur. A cette période, les noyaux de la couche pariétale chalazienne (*anu*), région dans laquelle il ne s'est jamais différencié, à proprement parler, de groupe nucléaire chalazien bien épais ni bien compact (fig. 137), présentent les premiers signes de dégénérescence : ils sont irréguliers, certains plurinucléolés, d'autres en voie de caryolyse fort nette, la dissolution de la membrane nucléaire mettant en liberté des fragments de chromatine. Autour du suspenseur, où le réticulum plasmatique est devenu plus serré (fig 134), apparaissent bientôt (fig. 138), entre les noyaux, des parois annonçant la formation, par places, d'une couche d'albumen cellulaire. Ainsi se constituent des plages de cellules, au fond du sac et par-ci par-là contre les parois au voisinage même de la chalaze. Plus tard (fig. 139), aussi bien du côté externe (fig. 140) que du côté interne (fig. 141), ces plages cellulaires se réunissent pour former une couche continue de cellules *ace*, qui limite extérieurement et intérieurement le tissu spongieux central, *anu*, plus ou moins résorbé, dans lequel se sont développés les deux cotylédons ; du côté externe, les tissus du nucelle

se sont tout à fait résorbés ; il n'en subsiste plus que la cuticule *cu* et quelques parois cellulaires écrasées.

Comme on le voit, contrairement à l'opinion de Woodcock, des couches cellulaires d'albumen se forment bien sur toute la paroi du sac jusqu'au voisinage immédiat de la chalaze, et ce n'est que lorsque les extrémités cotylédonaires ont atteint cette région (fig. 142) que la résorption gagne ces couches à leur tour, tout d'abord, la couche extérieure, immédiatement après la complète disparition du tissu spongieux ; la couche intérieure persiste plus longtemps au voisinage des cellules du jeune périsperme où s'entassent déjà de nombreux grains d'amidon.

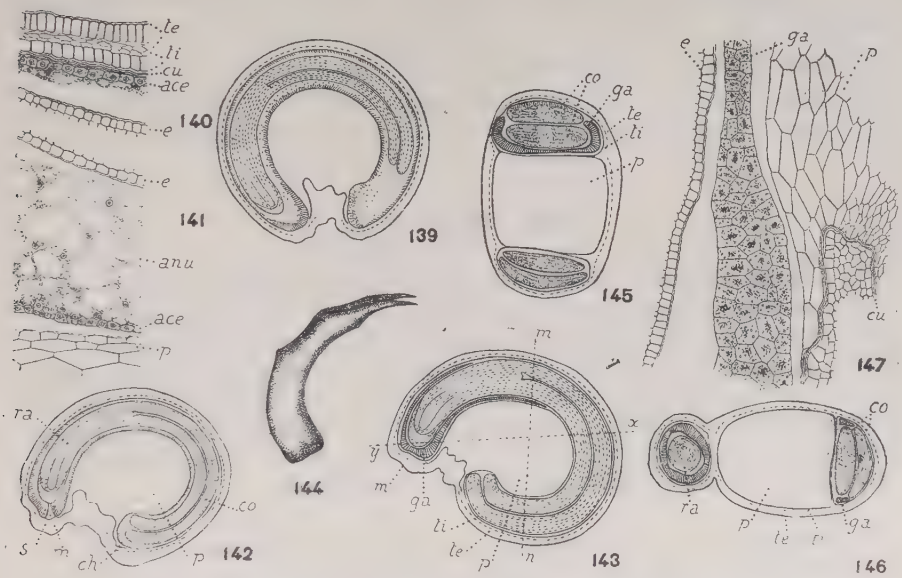

Fig. 139 à 147. — *Phytolacca decandra* L. — La formation de la gaine de l'albumen. De 139 à 140, stade cellulaire ; en 142, phase de résorption ; de 143 à 147, la gaine à maturité. G : 11 p. 139 et 142 à 146 ; 100 p. 140, 141 et 147.

Au stade représenté par le schéma 142, l'embryon a atteint son développement presque total ; le cotylédon externe s'applique étroitement contre la paroi externe du sac le long de laquelle l'albumen cellulaire a tout à fait disparu, sauf toutefois au niveau des deux tiers inférieurs de la longueur de la radicule. A un stade plus rapproché de la maturité, les portions de l'albumen cellulaire qui limitent intérieurement le sac sont elles-mêmes résorbées jusqu'à un niveau qui dépasse à peine la base des cotylédons. La gaine d'albumen, dans la graine adulte, se montre ainsi

plus étendue du côté interne que du côté externe (fig. 143) ; mais, en outre, elle se prolonge latéralement par deux pointes avancées jusqu'à un niveau qui dépasse de beaucoup la base des cotylédons comme le montre nettement la partie droite de la figure 146 où l'on distingue les deux sections des 2 pointes sur les bords des deux cotylédons, tandis que, sur la partie gauche de la même figure, la gaine forme un anneau complet autour de la radicule ; cette coupe transversale passe par la ligne *x-y* tracée sur la coupe longitudinale (fig. 143). La coupe transversale selon *m n* est représentée en 145 ; elle démontre que la gaine s'étend plus du côté interne, où elle entoure incomplètement les bases cotylédonaires, que du côté externe. La figure 144 montre l'aspect général qu'offre cette gaine ; en 147 on peut voir sa structure cellulaire du côté du court raphé ; les cellules y forment plusieurs couches irrégulières ; leur contenu est fortement granuleux et se colore en rouge brunâtre foncé par le réactif de Bouchardat.

Rivina humilis L.

Le premier, en 1934, J. Mauritzon (59) a suivi le développement de l'albumen des *Rivina brasiliensis* Nocca et *humilis* L. Il fait surtout remarquer la présence, dans toute l'étendue du sac, des parois cellulaires de l'albumen, alors que, d'après Lewis (53), chez le *Phytolacca decandra*, la région chalazienne reste nucléaire. En 1936, A. C. Joshi (43) traite de l'embryologie du *Rivina humilis* et se borne, pour ce qui est de l'albumen, à noter que son développement précède celui de l'embryon. C'est chez le *Rivina humilis* L. que nous avons suivi de très près l'évolution de l'albumen.

La famille des Phytolaccacées est ordinairement divisée en deux tribus ; le *Phytolacca* étant le représentant de la première, le *Rivina humilis* peut être pris comme exemple de la deuxième.

Pendant toute la période de construction de l'albumen, les phénomènes qui se produisent au sein du sac embryonnaire offrent la plus étroite analogie avec ceux qui s'observent chez le *Phytolacca*. Le sac est tout d'abord peu enfoncé dans le nucelle (fig. 152) ; les antipodes et les synergides disparaissent très tôt après la fécondation (fig. 148) ; le noyau primaire d'albumen se divise avant l'oospore, comme le démontre la figure 149. Plus tard, en 150 et 151, quand l'embryon est bicellulaire ou tricellulaire, les noyaux d'albumen déjà nombreux se répartissent en deux couches pariétales laissant entre elles une vaste vacuole étroite parfois coupée de deux ou trois travées protoplasmiques.

En 152, l'embryon est bicellulaire ; on peut distinguer entre le fond du sac et la chalaze la trace de ce cordon conducteur spécial, déjà signalé dans le *Phytolacca decandra*.

On constate déjà une différenciation très nette de l'assise épidermique du tégument externe dont les cellules, très hautes et régulières, subissent un épaississement considérable et se remplissent d'un contenu jaune d'or.

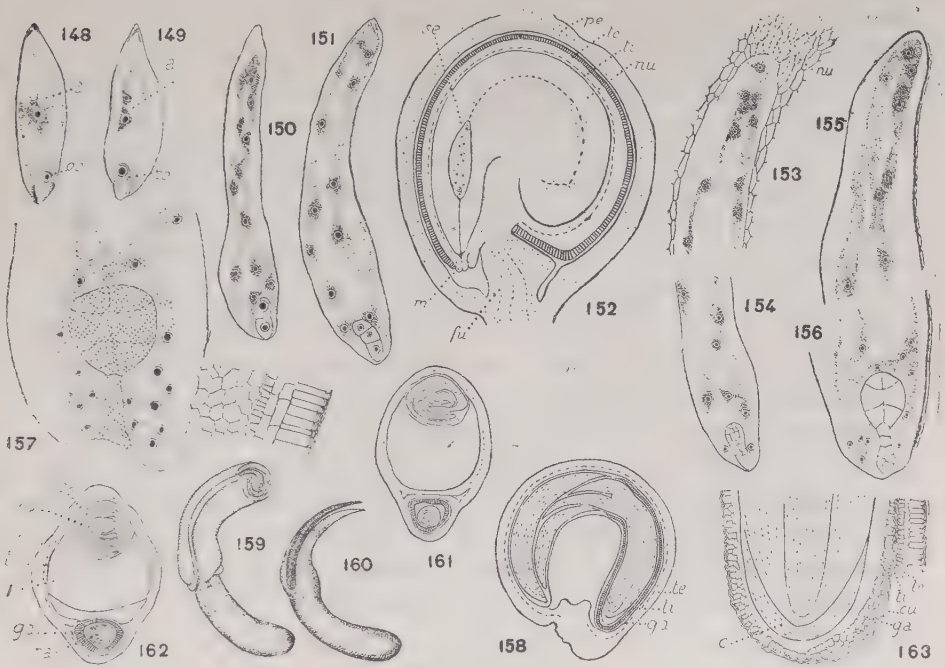

Fig. 148 à 163. — *Rivina humilis* L. — L'évolution de l'albumen. En 148 et 149, sac jeune ; de 150 à 154, stade nucléaire ; en 155, 156 et 157, formation du tissu spongieux ; de 158 à 163, état adulte. G : 11 p. 158 à 162 ; 27 p. 152 ; 50 p. 163 ; 100 p. 148 à 151, 153 à 157.

Plus tard, le sac devient très allongé ; sa croissance est très rapide. Les figures 153 à 156, se rapportent à un sac embryonnaire qui a atteint sa plus grande longueur et qui est déjà très fortement recourbé ; les extrémités du sac ont seules été figurées. Les amas nucléaires qu'offre la chalaze n'y sont pas considérables (fig. 150) ; ils n'offrent certainement pas le même aspect compact qu'on remarque chez les Chénopodiacées et les Amarantacées ; les noyaux s'y présentent assez gros, mais sont peu nombreux.

Dans la région micropylaire l'accumulation des éléments plasmatiques n'est pas non plus considérable ; elle devient plus sensible en 156 ; mais c'est seulement lorsque l'embryon a atteint un stade voisin de la formation prochaine des protubérances cotylédonaires, qu'on distingue un *reticulum* assez serré portant à ses nœuds des noyaux volumineux à gros nucléole. Ce réticulum s'étend quelque peu au-dessus de l'embryon. Sur les parois latérales du sac on ne voit encore que des noyaux en files représentant un albumen nucléaire peu consistant.

Plus tard, comme cela se produit chez le *Phytolacca decandra*, des cellules se forment à la base de l'embryon et le long des parois du sac jusqu'au voisinage de la chalaze. A ce moment, la partie externe du nucelle, assez importante au début (fig. 157), est rapidement résorbée par le sac qui s'accroît considérablement en largeur et vient très tôt au contact de l'assise interne du tégument interne, dont il est séparé par la seule cuticule nucellaire.

Avec la croissance des deux cotylédons commence la résorption des couches cellulaires de l'albumen ; elle semble se produire avec une égale rapidité et une intensité comparable sur la face interne et sur la face externe. Ces phénomènes de résorption semblent liés au mode d'accroissement des cotylédons. Ceux-ci, en effet, s'accroissent considérablement en largeur et prennent une apparence foliacée. A ce moment, ils se replient dans le sac (fig. 159, 161 et 162) en s'emboîtant l'un dans l'autre ; en même temps, ils subissent un mouvement de torsion plus ou moins accusé, ce qui explique la disposition assez complexe qu'on observe dans les coupes longitudinales passant par le plan médian de la graine (fig. 158) et ce qui explique également la position excentrique (fig. 159 et 162) qu'offrent les faisceaux conducteurs médians des cotylédons. Le schéma figuré en 158 permet également de se rendre compte de la façon dont les cotylédons par leur grand développement se sont emparé d'une portion de l'espace habituellement réservé au périsperme.

La gaine d'albumen qui persiste à maturité offre encore des caractéristiques assez particulières : elle est fortement développée et embrasse la plus grande partie de la radicule, remontant jusqu'au niveau d'insertion des cotylédons ; ceux-ci, à leur base, étant brusquement élargis, la gaine présente un renflement qui embrasse cet élargissement.

Les deux pointes très allongées qu'offre cette gaine (fig. 160), sont situées dans le plan médian l'une extérieure, l'autre inté-

rieure ; elles sont de longueurs sensiblement égales ; entre elles, la gaine offre une fente profonde qui atteint le niveau du renflement. La structure cellulaire de la gaine se voit en 163 ; ses cellules, irrégulières, sont disposées en deux ou trois assises au voisinage de l'extrémité radiculaire ; plus haut, elles forment une seule assise à contenu dense et granuleux.

BASELLACÉES

Basella rubra L.

Meunier (60), considère les *Basella* comme les représentants d'une tribu des Chénopodiacées ; d'après les caractères du spermoderme, il les rattache au type chénopodique. Dans son important travail sur les Plombaginales et les Primulales, K. V. O. Dahlgren (18), en 1916, en examinant les affinités de ces alliances avec les Centrospermées, a été amené à examiner le sac embryonnaire du *Basella alba* L. Il note la présence de grains d'amidon dans l'extrémité chalazienne et signale le caractère nucléaire de l'albumen. En 1927 (19) il confirme, en les étendant à l'*Ullucus tuberosus* Caldas, ses précédentes observations relatives à la présence d'amidon ou de substances voisines dans le sac embryonnaire. T. Rocèn (66) en 1927, étudie le développement de la graine du *Basella alba* et du *Basella rubra*. Il signale le caractère nucléaire de l'albumen au début ; l'apparition des cloisons lui semble simultanée sur toute l'étendue du sac. A maturité, l'albumen est réduit à une petite calotte radiculaire, et le tissu de réserve à une très petite masse de périsperme localisée au niveau de la chalaze. C'est sur le *Basella rubra* L. que nous avons étudié le développement de l'albumen.

L'ovule du *Basella rubra* est fortement campylotrope ; le sac embryonnaire est peu enfoncé dans le nucelle et les premiers stades de son développement sont en tous points identiques à ceux du type normal des Chénopodiacées. Dès la fécondation, les antipodes disparaissent ; le noyau primaire d'albumen se divise avant l'oospore. Les premiers noyaux formés se multiplient assez vite et prennent dans le sac embryonnaire une position pariétale. Comme chez les Chénopodiacées, la migration précoce d'un des noyaux vers la chalaze est à l'origine d'une accumulation nucléaire dans cette région ; néanmoins, l'amas nucléaire ainsi constitué est moins important, le protoplasme moins dense, et les noyaux moins nombreux que dans la plupart des Chénopodiacées (fig. 165). Pendant cette période le sac s'accroît très rapidement et après avoir dépassé la partie droite

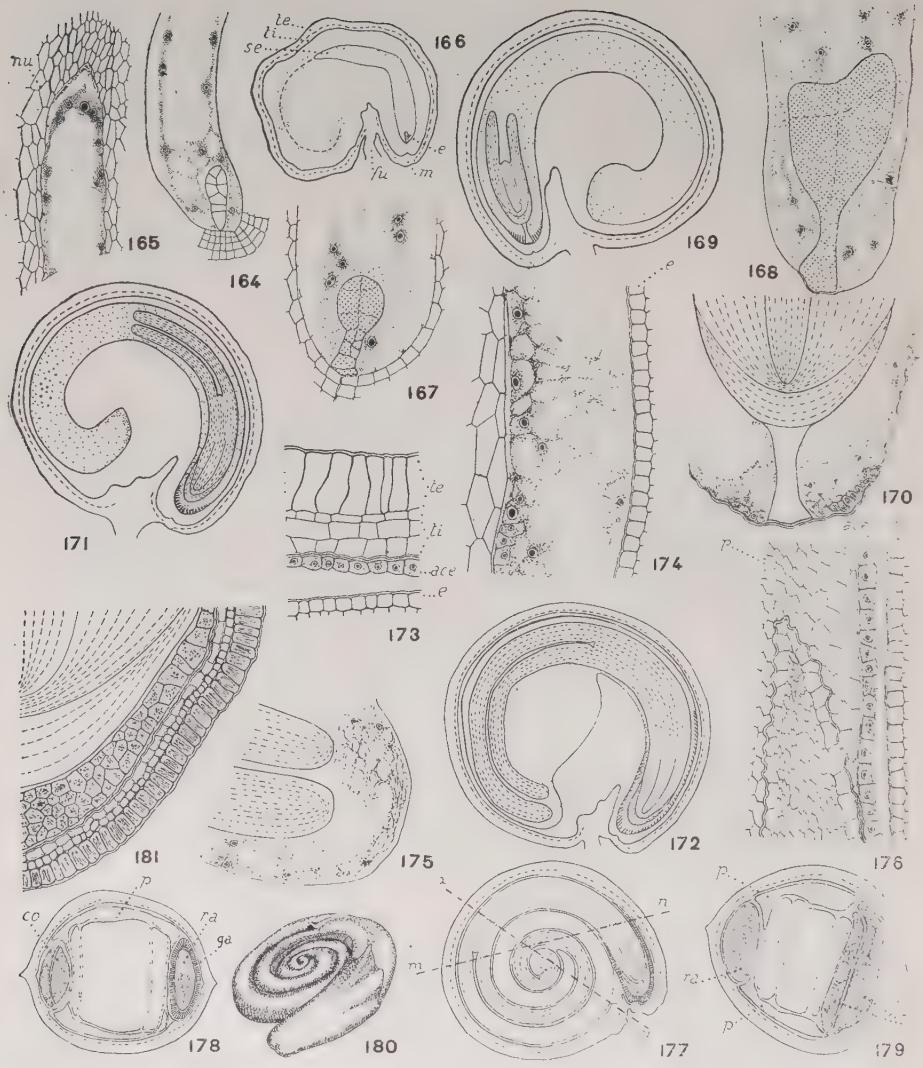

FIG. 164 à 181. — *Basella rubra* L. — La formation de la gaine radiculaire. De 164 à 171, phase de construction ; de 172 à 175, période de résorption ; de 176 à 181 structure de la graine mûre. G : 6 p. 177 à 180 ; 11 p. 169, 171 et 172 ; 14 p. 166 ; 100 p. 164 et 165, 167 et 168, 170, 173 à 176, 181.

de l'ovule, il s'infléchit fortement, par une brusque courbure en direction de la chalaze (fig. 166). Comme chez le *Phytolacca decandra* et le *Rivina humilis*, des cellules du nucelle, nettement différenciées marquent le trajet futur du sac ; ce cor-

don cellulaire, qui aboutit à la chalaze est constitué d'éléments à parois plus épaisses, à contenu plus dense ; la forme allongée de ces éléments semble bien indiquer leur fonction conductrice (fig. 165) ; au voisinage immédiat de l'extrémité chalazienne du sac, ces cellules sont vides de leur contenu et leur aspect témoigne de l'action digestive qu'elles subissent de la part de l'albumen chalazien.

Au micropyle, au stade où le sac atteint la moitié environ de sa longueur définitive, l'albumen est représenté par un protoplasme peu dense dans lequel se répartissent des noyaux peu nombreux, petits, comportant souvent deux nucléoles; quelques travées plasmatiques commencent à se former ; le développement en est très lent et, en 167, quand l'embryon a pris une forme sphérique, on constate que l'aspect de l'albumen n'a pas sensiblement varié ; les noyaux sont volumineux, mais les trabécules protoplasmiques ne commenceront vraiment à s'agencer en un tissu spongieux qu'au moment de l'apparition des protubérances cotylédonaires (fig. 168). Ce tissu, d'abord limité au fond micropylaire s'étend peu à peu à tout l'ensemble du sac (fig. 169). A la base du suspenseur, apparaissent assez tardivement les premiers éléments cellulaires. L'embryon, à ce stade, a atteint environ le cinquième de sa taille définitive ; le court suspenseur est entouré d'un réticulum plasmatique très fin (fig. 170). Les cellules formées sont petites et irrégulières ; elles tapissent le fond du sac et s'étendent ensuite le long des parois (fig. 171), tandis que les cotylédons s'allongent et s'enfoncent dans le tissu spongieux.

La phase de résorption commence avant que les extrémités cotylédonaires n'aient atteint la chalaze. Le schéma figuré en 172 montre comment disparaît l'albumen, sur la face externe tout d'abord. La couche cellulaire, qui n'a guère dépassé la base des cotylédons subsiste dans la région micropylaire jusqu'à la moitié environ de la longueur de la radicule ; elle constituera à maturité une gaine endospermique comportant une seule assise de cellules (fig. 173). Sur la face interne (fig. 174), des signes de dégénérescence se manifestent dans la couche pariétale où sont apparues çà et là des plages cellulaires ; les noyaux sont irréguliers ; le cytoplasme peu dense et très granuleux constitue un réseau très fin qui a déjà disparu dans maints endroits et sera rapidement écrasé par l'embryon. A la chalaze (fig. 175) le réticulum est à peu près résorbé lorsque les cotylédons atteignent le fond du sac. Ceux-ci, croissent en décrivant

une spirale qui, à maturité, présente deux tours de spire disposés dans un plan horizontal à la façon d'un ressort de montre (fig. 180). Ce phénomène s'accompagne de la disparition presque totale du nucelle (fig. 171). Il semble ne subsister qu'une calotte très réduite de périsperme dans la région chalazienne, au voisinage du raphé. En réalité, le périsperme, quoique très réduit, occupe un plus grand volume : il occupe les cavités, de chaque côté de la spirale embryonnaire, ainsi que le démontrent les figures 178 et 179. Dans ces schémas, le périsperme, figuré en pointillé forme deux calottes latérales dont le côté convexe est limité par le tégument et la face légèrement concave par les spires embryonnaires. En 178, la coupe passe selon le plan *m-n.* du schéma 177. Les sections hachurées sont celles de la première spire, à droite se trouvant la radicule entourée par la gaine d'albumen, à gauche les deux cotylédons assez près de leur point d'insertion. Dans la partie centrale, laissée en blanc, le deuxième tour de spire du cotylédon externe présente deux sections sensiblement normales, tandis que le cotylédon interne s'étend en une large section tangentielle. Le schéma 179 correspond à la coupe passant par *x-y*, et montre des sections à peu près normales des deux tours de spire, sauf en ce qui concerne l'extrémité du cotylédon interne toujours replié au centre, deux fois sur lui-même, sa longueur étant égale à celle du cotylédon externe. Les sections de la première spire ont été hachurées, alors que celles de la deuxième ont été laissées en blanc. Ces deux coupes mettent nettement en évidence la forme aplatie de l'ensemble de l'embryon, dont les cotylédons, très élargis dès le premier tour sont presque foliacés ; la radicule elle-même présente une section d'un ovale très allongé, les extrémités latérales constituant une sorte de cannelure très visible sur la figure 180. La gaine radiculaire est limitée environ au tiers inférieur de l'hypocotyle. Comme le montre la figure 177, elle s'étend légèrement plus haut sur la surface externe que sur la face interne ; d'autre part, on constate sur des coupes transversales successives qu'elle se prolonge par deux pointes latérales figurées en 180 et recouvrant la cannelure radiculaire. Cette gaine présente donc un aspect comparable à celui des gaines déjà observées chez le *Phytolacca decandra* et le *Rivina humilis*. Au point de vue anatomique, elle se montre constituée par une assise de cellules assez régulières (fig. 176) dont le contenu dense et granuleux se colore en brun foncé sous l'action du réactif de Bouchardat.

Dans le fond micropylaire, la gaine, beaucoup plus épaisse, comporte plusieurs assises de cellules qui se trouvent au contact immédiat de la cuticule nucellaire bordant les téguments (fig, 181). Si, dans l'ensemble, le développement de l'albumen chez le *Basella rubra* apparaît sensiblement conforme à celui des exemples déjà envisagés, il y a lieu cependant de noter comme assez caractéristique l'apparition tardive des éléments cellulaires dans un tissu spongieux pourtant précoce et abondant. On pourrait rapprocher ce fait de l'accroissement rapide et considérable de la cavité du sac, sous la poussée du corps embryonnaire qui prend ici un développement exceptionnel.

NYCTAGINACÉES

Mirabilis Jalapa L.

Les Nyctaginacées, et le genre *Mirabilis* en particulier, ont fait l'objet de nombreux travaux. Dès 1858, W. Hofmeister (33) décrit le sac embryonnaire du *Mirabilis Jalapa* L. et note la présence de très volumineuses antipodes ainsi que la formation précoce d'un important endosperme avec noyaux d'aspect réfringent. A. Fischer (22), en 1880, suit la formation du sac embryonnaire chez l'*Allionia nyctaginea* et le genre *Oxybaphus*. L. Guignard (25), en 1882, donne une description précise du sac adulte du *Mirabilis Jalapa* L., mentionnant les dimensions remarquables des antipodes et la fusion tardive des noyaux polaires. En 1885, F. Hegelmaier (30) envisage le développement de l'albumen chez le *Mirabilis Jalapa* L. et l'*Oxybaphus nyctagineus* Sweet. Il note avec précision le comportement des noyaux formés par divisions successives, les rapports entre le développement du sac embryonnaire et celui des tissus nucellaires avoisinants, la formation des parois cellulaires dans la masse protoplasmique. Il constate que, au cours de la résorption de l'albumen, les phénomènes seraient quelque peu différents de ceux qui s'observent chez les Chénopodiacées et Caryophyllacées.

Harz (27), 1885, note à son tour, chez les Nyctaginacées, la présence d'un reste insignifiant d'albumen à côté d'un périsperme bien développé. A. Heimerl (1887) (32) reprenant l'étude du développement de la graine du *Mirabilis Jalapa* L., du *M. longiflora* L. et de l'*Oxybaphus nyctagineus* Sweet, indique seulement que les antipodes persistent longtemps, qu'il se développe un tissu d'albumen rudimentaire autour d'un suspenseur massif et que ce tissu se résorbe tandis que se constitue un important périsperme.

En 1908, Tischler (84) décrit chez le *M. Jalapa* les premières divisions qui conduisent à la formation du sac embryonnaire ; il détermine les caractères des différents hybrides et les causes de stérilité.

Cité par Rocèn (66) 1927, Fiedler (21) en 1910, établit une monogra-

phie de la famille des Nyctaginacées consacrée plus spécialement à l'étude du pollen.

K. V. O. Dahlgren (18), en 1916, comparant les caractères des Primulales et Plombaginales aux Centrospermées, rappelle les indications déjà données sur les Nyctaginacées et note seulement, au sujet de l'albumen, le caractère nucléaire de ce tissu à l'origine et son développement très limité au voisinage immédiat du suspenseur court et épais.

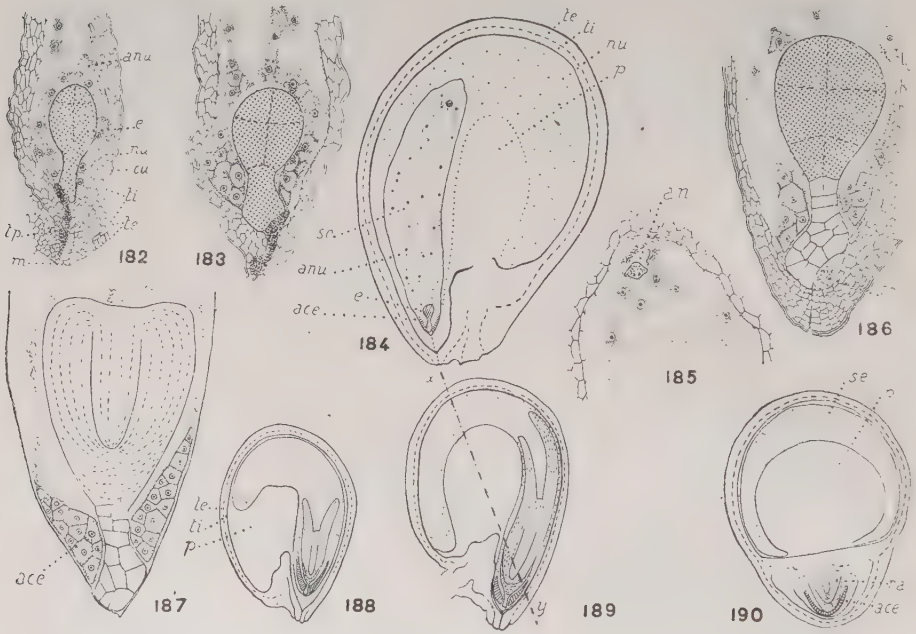

Fig. 182 à 190. — *Mirabilis Jalapa* L. — Les premiers stades du développement de l'albumen. En 182 et 183, formation réticulaire; en 184, répartition de l'albumen dans le sac ; en 185, région chalazienne ; de 186 à 188, formation cellulaire ; en 189 et 190, évolution du sac. G : 14 p. 188 à 190 ; 21 p. 184 ; 100 p. 182 et 183, 185 à 187.

T. Rocèn (66), 1927, étudie assez complètement les principaux genres de Nyctaginacées. Il remarque le développement réduit de l'albumen par rapport à ce qui se passe chez les autres Centrospermées, la persistance d'antipodes hypertrophiées et l'absence de tous autres éléments chalaziens. En 1928, W. F. Woodcock (94) estime que la résorption de l'albumen, chez les Nyctaginacées, est à peu près complète à maturité. Dans un tableau récapitulatif des caractères des graines des Caryophyllales qu'il a dressé en 1931 (97) à propos de l'*Amarantus caudatus* L., les graines de Nyctaginacées figurent comme tout à fait dépourvues d'albumen.

Le genre *Boerhaavia* a fait l'objet de recherches assez nombreuses. En 1929, P. Maheshwari (55) signale, chez le *B. diffusa* L., la division des antipodes après la fécondation et assiste au début de la formation de l'albumen selon

le mode nucléaire. H. R. Bhargava (7), en 1932, note aussi l'accroissement du nombre des antipodes chez le *B. repanda.*

L. B. Kajale (47), 1936 reprend l'étude embryologique du *B. diffusa* et critique quelques observations de Maheshwari. Il publie en 1937 (48) un cas de polyembryonie chez la même espèce et, en 1938 (50), donne une étude assez complète sur le développement de la graine. Il remarque que l'albumen évolue selon le type *Melandrium* de Rocèn et signale l'existence à maturité de la « cap » micropylaire d'endosperme.

Nous avons suivi le développement complet de l'albumen chez le *Mirabilis Jalapa* L. et chez l'*Oxybaphus viscosus* L'Hérit.

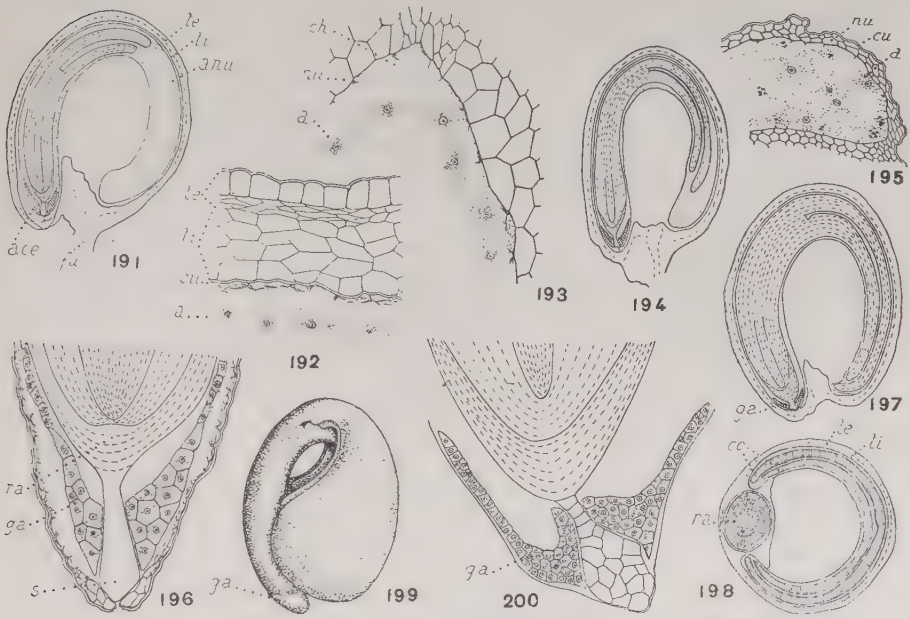

Fig. 191 à 200. — *Mirabilis Jalapa* L. — L'organisation de la gaine de l'albumen. En 191, 192, 193, phase de résorption ; de 194 à 196, derniers stades de l'albumen nucléaire ; de 197 à 200, état adulte. G : 7 p. 197 à 199 ; 14 p. 191 et 194 ; 100 p. 195, 196, 200 ; 300 p. 192 et 193.

La courbure de l'ovule, chez les Nyctaginacées, au lieu d'être régulière sur toute la longueur du corps ovulaire et former ainsi une portion de circonférence, fait un angle brusque dans la partie médiane de sorte que le sac prend une forme en U renversé, dont une des branches, la branche micropylaire, plus longue que l'autre, dépasse largement le massif cellulaire du funicule. Cette structure particulière apparaît nettement, en 184. Ce même schéma explique également l'aspect piriforme des graines dû au prolongement de la partie micropylaire.

Il y a très peu de différences à noter dans le mode de développement de l'albumen. La première division du noyau secondaire du sac embryonnaire précède celle de l'oospore. Les nouveaux noyaux formés se multiplient très abondamment et se répartissent dans un protoplasme dense qui emplit à peu près complètement le sac, qui n'occupe encore que la partie droite de l'ovule ; les antipodes persistent assez longtemps. Il semble y avoir une accumulation nucléaire beaucoup plus importante dans la partie micropylaire que dans le reste du sac embryonnaire. La figure 182 montre un embryon encore jeune complètement enveloppé d'albumen nucléaire. Les noyaux nombreux sont disséminés dans la masse plasmatique où apparaissent nettement des ébauches de trabécules cytoplasmiques. Il n'apparaît pas de vacuoles. Dans les deux couches pariétales, s'observent quelques noyaux sensiblement équidistants ; une vaste vacuole centrale occupe le reste du sac. Celui-ci s'accroît aux dépens du nucelle qui compte encore à ce stade trois ou quatre assises de cellules ; la partie micropylaire du sac, étant donnée sa position excentrique, se trouvera très vite limitée dans son accroissement par la cuticule nucellaire qui la borde de chaque côté. Ce fait ne semble pas sans rapport avec le volume relativement réduit de la radicule (fig. 198). En 183, le nucelle ne compte déjà plus qu'une ou deux assises ; à l'apparition des cotylédons, les parois du sac se trouvent en contact avec les couches tégumentaires, sauf à la base même du sac où subsiste un tissu formé de cellules disposées radialement.

L'albumen, au stade représenté en 183, présente un aspect nettement réticulé ; la position centrale des noyaux dans les mailles du réseau, annonce l'apparition prochaine des cloisons, et de fait, comme le montre la figure 186, les parois cellulaires se forment dans la partie micropylaire bien avant la formation des protubérances cotylédonaires. Cependant dans l'ensemble du sac, l'albumen est resté nucléaire ; il offre un enchevêtrement de travées jusqu'à la chalaze, où se distinguent encore (fig. 185) les derniers vestiges des antipodes.

Deux faits doivent être notés : 1° la dégénérescence des antipodes correspond en général à la formation de la branche chalazienne du sac ; 2° avec cette formation, s'observe une accumulation de quelques noyaux d'albumen dans cette région.

La partie centrale du tissu nucellaire subit très précocement une certaine transformation avant de donner le périsperme ;

des différences dans ses cellules permettent de distinguer très nettement la zone que digérera et occupera le sac embryonnaire (fig. 184).

Lorsque les cotylédons commencent à apparaître, l'albumen a donné un petit massif cellulaire entourant la base du suspenseur (fig. 187). Le sac, qui a amorcé une forte courbure et s'accroît maintenant en direction de la chalaze (fig. 188), atteint rapidement sa taille définitive (fig. 189) tandis que l'embryon s'allonge notablement dans la cavité. Mais le sac n'éprouve pas seulement un accroissement en longueur : une coupe transversale selon *x-y* (fig. 190) permet d'établir qu'il s'accroît également en largeur et qu'il creuse sous les couches tégumentaires une cavité globuleuse. Dans cette cavité annulaire s'étendront les énormes cotylédons foliacés dont le développement en largeur ne semble se produire que bien après l'extension du corps embryonnaire dans la branche chalazienne (fig. 191). A ce moment, l'albumen nucléaire qui s'étend le long de la paroi jusqu'à la chalaze montre nettement des signes de dégénérescence (fig. 192, 193). Parvenu au contact immédiat de la cuticule, il ne tardera pas à être résorbé. En 194, il n'en reste plus que quelques traces, d'une part, dans l'espace resté libre entre le périsperme et la crosse que dessine l'embryon, d'autre part, tout au fond de l'extrémité chalazienne. Dans cette région (fig. 195) le réticulum avec les noyaux qu'il porte est visiblement en voie de résorption.

Cependant, au micropyle, la partie cellulaire de l'albumen s'est maintenue sans grand changement (fig. 196). Elle constitue une gaine de dimensions très réduites qui, à maturité, coiffe l'extrémité radiculaire. Elle laisse passage en son centre au suspenseur qui persiste encore longtemps (fig. 197). La figure 199 montre d'une façon saisissante ses modestes proportions par rapport à celles du volumineux embryon. Sa structure cellulaire apparaît nettement dans la figure 200. La coupe transversale figurée en 198 montre la disposition des importants cotylédons foliacés qui enveloppent la totalité du périsperme globuleux central et une bonne partie de la radicule.

Oxybaphus viscosus L'Hérit.

A. Fischer (22), en 1880, a suivi, dans le genre *Oxybaphus* le développement du sac embryonnaire jusqu'à la fécondation. En 1885, F. Hegelmaier (30), dans des descriptions communes aux genres *Oxybaphus* et

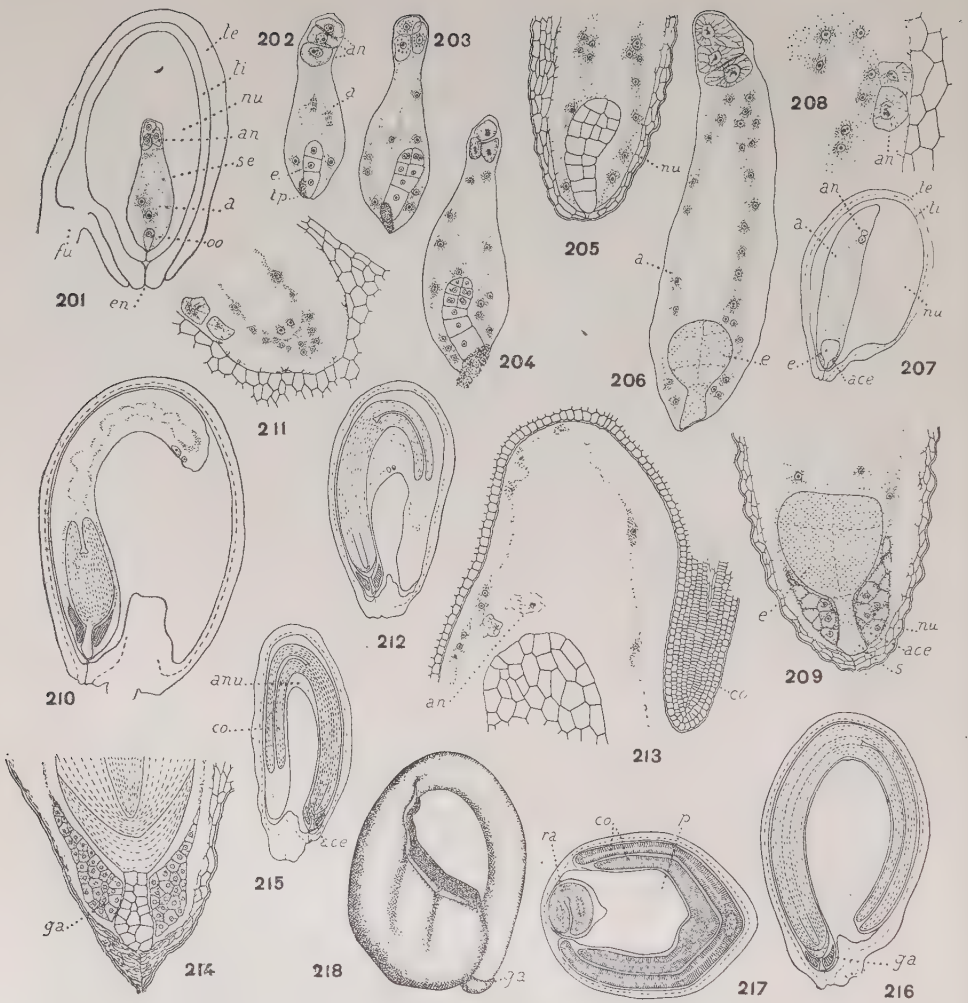

Fig. 201 à 218. — *Oxybaphus viscosus* L'Hérit. — L'évolution de l'albumen. En 201, 202, 203, premières divisions ; de 204 à 208, phase nucléaire ; en 209, 210, organisation cellulaire ; de 211 à 213, période de résorption ; en 214 et 215, état subadulte ; de 216 à 218, graine adulte. G : 14 p. 212 et 215 à 218 ; 27 p. 207 et 210 ; 100 p. 201 à 206, 208, 209, 211, 213 et 214.

Mirabilis, envisage l'évolution de l'albumen et, en 1927, T. Rocèn (66) étudie anssi les deux genres simultanément, notant seulement pour l'*Oxybaphus viscosus* l'augmentation fréquente du nombre des antipodes. Enfin, en 1938, R. Souèges (77) s'applique à déterminer les lois qui président au développement de l'embryon chez l'*Oxybaphus viscosus* L'Hérit.

Il observe que des différences profondes séparent, au point de vue embryogénique, ce genre des autres Centrospermées.

Le caractère fortement campylotrope et la forme en U du sac embryonnaire observés chez le *Mirabilis Jalapa* se retrouvent encore plus accentués chez l'*Oxybaphus viscosus*.

L'ovule très jeune contient un sac volumineux très peu enfoncé dans le nucelle (fig. 201). Après la fécondation, le noyau primaire d'albumen se divise avant l'oospore. Les antipodes, remarquables par leur taille, sont au nombre de trois et nous n'avons pu vérifier l'augmentation de leur nombre signalée par certains auteurs. En 202, le proembryon tricellulaire est environné de quatre noyaux d'albumen dont deux situés dans la partie centrale sont en voie de division mitotique. Les antipodes se sont fortement développées et leur contenu est devenu vacuolaire. Au fur et à mesure que le sac s'allonge, elles s'enfoncent dans le nucelle et leur contenu devient très finement granuleux (fig. 203).

Parallèlement au développement du proembryon (fig. 203 et 204), dans son voisinage les noyaux d'albumen se multiplient rapidement. Il faut remarquer qu'il ne s'est produit aucune accumulation chalazienne de noyaux. Ceux-ci sont répartis à peu près uniformément dans le centre du sac, apparaissant surtout nombreux dans la région du micropyle (fig. 204 et 205). Lorsque l'embryon a pris une forme sphérique, le sac a sensiblement atteint la partie droite de l'ovule et commence son mouvement de courbure en direction de la chalaze (fig. 206). Les antipodes qui ont pris un volume considérable paraissent vidées de leur contenu, leurs noyaux sont déformés ; elles semblent au terme de leur activité. A ce moment s'est constitué dans leur voisinage immédiat un amas de protoplasme contenant quelques noyaux ; les parois du sac sont à ce même moment recouvertes de deux couches latérales d'albumen nucléaire entre lesquelles se creuse une vaste vacuole centrale.

On peut suivre facilement sur les figures 207 à 213 le sort des antipodes ; le sac embryonnaire poursuivant sa croissance, elles se trouvent rejetées sur une paroi latérale, le plus souvent sur la face interne (fig. 207), plus rarement sur la face externe. La figure 208 montre clairement deux des antipodes placées latéralement au contact du périsperme, tandis que les éléments nucléaires chalaziens de l'albumen progressent dans la cavité du sac. Les débris des antipodes peuvent être plus ou moins entraînés, comme on peut le voir en 210, mais en général, ils subsistent assez longtemps (fig. 212 et 213) à la partie supérieure du massif cellulaire qui se différencie de très bonne heure,

comme chez le *Mirabilis Jalapa*, pour former le périsperme. Avant l'apparition des protubérances cotylédonaires (fig. 207), la partie de l'albumen qui entoure le suspenseur présente déjà des parois isolant des cellules. Celles-ci forment à la base de la radicule (fig. 209) une calotte qui persistera à peu près telle quelle à maturité. En 210, cette formation offre sensiblement son aspect définitif ; elle représente une sorte de collerette cellulaire autour du suspenseur. Dans le reste du sac, les couches pariétales nucléaires d'albumen s'étendent au fur et à mesure de la progression dans le tissu nucellaire. La cavité ainsi formée devient considérable et comme, chez le *Mirabilis Jalapa*, elle subit, lorsque les cotylédons sont déjà bien formés (fig. 212 et 213), un accroissement latéral et transversal qui isole, au centre de la graine, un massif globuleux de périsperme. Autour de ce massif, très réduit dans le cas de l'*Oxybaphus viscosus*, vont se développer les larges cotylédons foliacés (fig. 217). Le sac a atteint ses dimensions définitives bien avant que les cotylédons n'aient gagné le fond chalazien et, en 212, on peut remarquer les proportions modestes des cotylédons comparées à celles de l'axe hypocotylé ; la vaste cavité qui se forme ainsi sous la crosse dessinée par la courbure du corps embryonnaire subsistera encore longtemps (fig. 215) et même à maturité, il demeure dans cette région une légère dépression formant dans le corps du périsperme un sillon très facilement visible sur la graine adulte (fig. 216). Dès le stade représenté en 212, les éléments nucléaires de l'albumen donnent des signes nets de désintégration. A la chalaze, le petit amas nucléaire devient granuleux et se désagrège selon des processus de pycnose. Sur les parois (fig. 213) les couches d'albumen deviennent extrêmement minces ; les noyaux peu nombreux disparaissent peu à peu ; les dernières portions de ces éléments persistent sous la courbure du corps embryonnaire, sensiblement au point d'insertion des cotylédons, et dans le fond chalazien (fig. 215).

A maturité, il ne subsiste de l'albumen que la petite calotte différenciée de bonne heure à la base de la radicule ; elle forme une petite collerette autour du suspenseur qui persiste longtemps (fig. 216). La figure 214 montre sa structure cellulaire assez massive ; les éléments qui la composent ont un contenu assez dense, granuleux, et la coloration brune qu'ils prennent sous l'action du réactif de Bouchardat est analogue à celle que présentent les autres espèces. Comme chez le *Mirabilis Jalapa*, l'embryon est constitué d'un

axe hypocotylé très long, assez étroit (fig. 217 et 218), et de deux cotylédons foliacés, emboîtés l'un dans l'autre ; ceux-ci enveloppent complètement un petit périsperme globuleux dans lequel un sillon profond porte toute la partie cylindrique du corps embryonnaire.

L'étude du développement de l'albumen chez les Nyctaginacées fait ressortir des différences notables. Elles résident surtout dans la localisation micropylaire des noyaux au début, dans leur migration ultérieure vers la chalaze, où se constitue tardivement un haustorium, dans la formation des parois cellulaires strictement limitée à la partie inférieure du micropyle et engendrant un tissu qui acquiert d'emblée sa forme et son étendue définitives.

ILLÉCÉBRACÉES

Telephium Imperati L.

Le genre *Telephium*, rangé par H. Baillon (1888) dans la famille des Portulacacées, a été pris par Meunier (60), en 1890, comme type des Molluginées, tribu de la famille des Aizoacées. Malgré la présence dans la fleur de cinq pétales égalant le calice, nous lui conserverons la place que lui attribuent encore beaucoup d'auteurs, parmi les Apétales dans la famille des Illécébracées ou Paronychiées. Rocèn (66), en 1927, a étudié le *Telephium Imperati* L. qu'il classe dans les Alsinoïdées-Spergulées, tribu des Caryophyllacées ; il n'a envisagé complètement dans cette tribu que le genre *Spergula*.

Au sujet de l'endosperme chez le *Telephium Imperati*, il mentionne seulement l'apparition des cloisons au moment de l'apparition des cotylédons et l'aspect différent de deux zones dans la partie cellulaire de l'albumen, au voisinage de la radicule, la couche la plus extérieure étant formée de cellules plus petites et plus régulières.

L'ovule du *Telephium Imperati* L. est fortement campylotrope. Peu enfoncé dans la nucelle, le sac embryonnaire adulte (fig. 219), présente des synergides et les antipodes très visibles ; les noyaux polaires sont fusionnés. Très peu de temps après la fécondation, l'albumen commence à se développer, par divisions nucléaires libres, avant toute segmentation de l'oospore. La figure 220 montre un proembryon bicellulaire dont la cellule apicale va se diviser ; il est environné de plusieurs noyaux d'albumen répartis dans des travées protoplasmiques peu denses. Au cours du développement du proembryon, ces éléments nucléaires se multiplient et s'accumulent surtout au micropyle, comme le montrent les figures 221 et 222. A la chalaze (fig. 223), où un des premiers noyaux a émigré de bonne heure, se constitue un

amas nucléaire dont les éléments sont plus volumineux que ceux qui occupent le reste du sac. L'action digestive de cet haustorium se manifeste activement sur les tissus nucellaires avoisinants aux dépens desquels le sac s'accroît. Au stade représenté en 224, le sac commence à se courber en direction de la chalaze : c'est le début pour l'ovule d'une période très active de croissance et la figure 225 montre avec quelle rapidité s'effectue

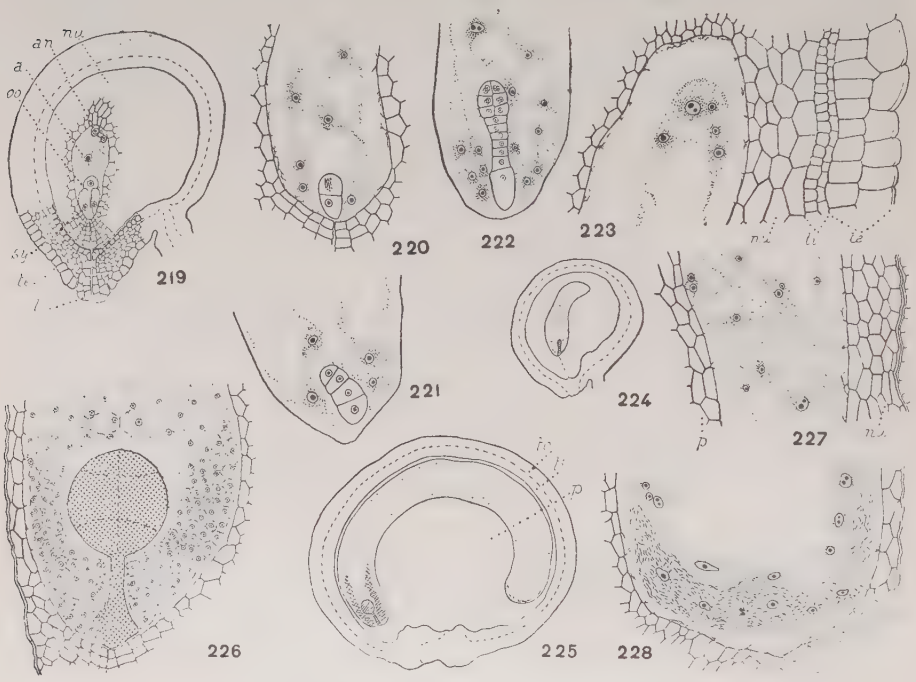

Fig. 219 à 228. — *Telephium Imperati* L. — Les phases initiales du développement de l'albumen. En 219, ovule; en 220 et 221, premières divisions ; de 222 à 224, phase nucléaire ; de 226 à 228, organisation cellulaire et résorption. G : 27 p. 224 et 225 ; 100 p. 219 ; 305 p. 220 à 223, 226 à 228.

cet accroissement ; l'embryon n'est encore qu'au stade sphérique et le volume total de la graine a été largement quadruplé. Dans le même temps, le sac embryonnaire s'est aussi considérablement accru : il a atteint maintenant la chalaze et l'albumen qui s'étend dans l'ensemble de la cavité a subi de profondes modifications.

Au micropyle (fig. 226), de très nombreux noyaux se sont accumulés au sein d'une masse plasmastique très dense. Très vite des travées sont apparues qui ont abouti à un tissu spongieux enveloppant complètement le corps embryonnaire ; à la base du suspenseur n'ont pas tardé à s'établir des cloisons cellu-

laires qui se sont rapidement étendues à toute la région micropylaire, bien avant l'apparition des cotylédons. Ces parois se différencient peu à peu et gagnent les couches pariétales de l'albumen au delà de l'embryon. Pourtant, dans l'ensemble du sac, l'albumen reste nettement nucléaire (fig. 227). Le sac n'a pas encore atteint sa largeur définitive : sur sa face externe subsistent encore cinq à six assises de cellules nucellaires appelées à disparaître et sur lesquelles s'exerce visiblement une

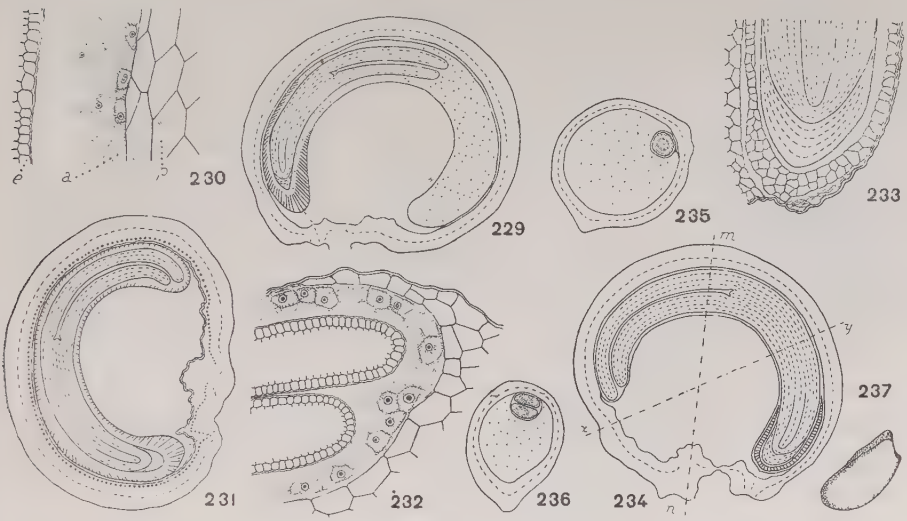

Fig. 229 à 237. — *Telephium Imperati* L. — Les derniers stades de l'albumen. En 229, répartition de l'albumen ; en 230, plages cellulaires pariétales ; en 231 et 232, résorption de l'albumen ; de 233 à 237, structure de la graine adulte et de la gaine. G : 14 p. 235 et 236 ; 27 p. 229, 231, 234, 237 ; 100 p. 233 ; 200 p. 230 et 232.

intense action digestive. La figure 228 représente la partie chalazienne. La couche d'albumen qui tapisse le fond du sac offre deux zones dont la plus extérieure donne des signes manifestes de dégénérescence ; les noyaux plus ou moins aplatis et déformés y sont le siège de phénomènes de pycnose et le protoplasme devient très fortement granuleux. La zone interne comprend des noyaux assez volumineux, de forme peu régulière, comportant souvent deux ou plusieurs nucléoles.

A partir de ce moment, le sac ayant atteint sensiblement sa taille définitive, l'embryon semble subir une brusque poussée de croissance ; les cotylédons, assez tardivement différenciés, s'allongent rapidement (fig. 229) et s'enfoncent dans le tissu

spongieux qui a envahi la totalité du sac. Pendant ce temps, dans la région micropylaire la formation des parois cellulaires se pousuit par plages successives comme le montre la figure 230. Cette formation de parois finit par embrasser sensiblement tout l'ensemble du sac embryonnaire, dans le temps où les cotylédons parviennent à la région chalazienne (fig. 231). La figure 232 montre cette région où généralement n'arrive pas à se constituer une véritable assise cellulaire.

A maturité, toute trace d'albumen a disparu (fig. 234) sauf dans la région micropylaire où subsiste la gaine radiculaire. Celle-ci est constituée généralement d'une seule assise ; elle est peu étendue, formant un étui (fig. 237) qui ne dépasse guère le tiers inférieur de la hauteur de la radicule. Sur la face interne elle porte une assez profonde échancrure, tandis que, sur les côtés, s'observent deux courts prolongements latéraux. L'embryon présente la particularité de ne pas former un anneau comme dans la plupart des Centrospermées.

Il décrit un arc assez ouvert et les cotylédons sont notablement plus courts que la partie hypocotylée (fig. 235 et 236).

Ainsi, le développement de l'albumen chez le *Telephium Imperati* est très comparable à celui des Chénopodiacées et des Amarantacées sauf pour ce qui concerne la formation très tardive des parois cellulaires, phénomène qui paraît être le principal caractère différentiel du genre.

Herniaria glabra L.

Meunier (60), en 1890, a mis en évidence chez le *Herniaria glabra* L. des caractères du spermoderme qui permettent de rattacher cette espèce au type chénopodique. Etudié par T. Rocèn (66), en 1927, avec le *Corrigiola littoralis* L. dans les Paronychiées, tribu des Caryophyllacées-Alsinoïdées, le *H. glabra* montre, au cours de la génération de l'albumen des points communs avec le genre *Silene* dont le savant suédois a fait un type de développement. Déjà, Dahlgren (18) s'était occupé de ce genre à propos des affinités qu'il a cherché à établir en 1916 entre les Primulales, les Plombaginales et les Centrospermées.

En 1938, R. Souèges (76) a examiné dans tous ses détails le développement de l'embryon du *Herniaria glabra* L. et ses conclusions, du point de vue embryogénique, l'ont amené à justifier la division de la série des Centrospermées en trois sous-alliances déjà proposées par Hutchinson (36) : les Polygonales, les Chénopodiales et les Caryophyllales, les Illécébracées se rapprochant nettement des Caryophyllales par les destinées de la cellule basale du proembryon bicellulaire.

Nous avons suivi, dans le *Herniaria glabra* L. l'évolution de l'albumen, depuis la fécondation jusqu'à la maturité de la graine.

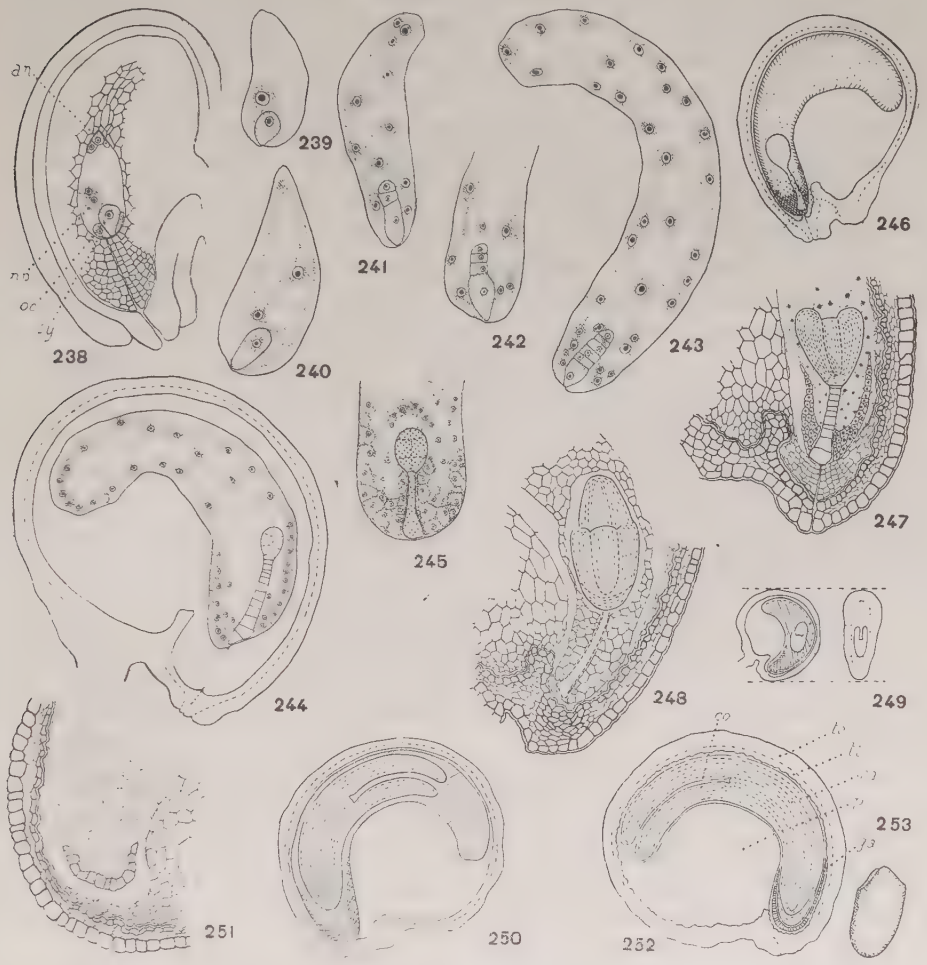

Fig. 238 à 253. — *Herniaria glabra* L. — La formation de la gaine de l'albumen. De 238 à 240, premières divisions nucléaires. De 241 à 243, stade nucléaire ; de 245 à 249, différenciation de l'albumen dans la région micropylaire ; en 250 et 251, derniers stades de l'albumen ; en 252 et 253, état adulte. G : 27 p. 249 ; 50 p. 246, 250, 252 et 253 ; 100 p. 244 et 245, 247, 248, 251 ; 200 p. 238 à 243.

L'ovule du *Herniaria glabra* L. (fig. 238) est légèrement campylotrope ; il comporte un nucelle bien développé, au sein duquel le sac embryonnaire assez volumineux occupe une position profonde. Dans le cas de la figure 238, les noyaux polaires sont sur le point de fusionner.

Dès la fécondation, le sac s'accroît et le noyau primaire de l'albumen se divise avant l'oospore (fig. 239 et 240). En 241, où le proembryon présente trois cellules, la plus inférieure ayant déjà acquis une taille remarquable, les noyaux d'albumen se sont multipliés et se sont répartis à peu près uniformément dans tout le sac embryonnaire. On remarque, à ce stade, que les noyaux localisés dans l'extrémité chalazienne offrent des dimensions plus considérables et que le cytoplasme qui les entoure est bien plus dense que dans le reste du sac. Pendant cette période, le sac s'accroît dans de fortes proportions en s'enfonçant dans le tissu du nucelle et en subissant une courbure qui est déjà très marquée lorsque le proembryon comporte six cellules (fig. 243). Son extension sera à peu près définitive lorsque l'embryon, porté par son long suspenseur, prendra la forme sphérique (fig. 244).

En même temps que se différencie le syncytium chalazien, se produit au micropyle (fig. 242 et 243) un grand nombre de noyaux densément répartis dans une masse protoplasmique qui entoure le proembryon. Celui-ci en émerge rapidement et, tout autour de lui, les éléments de l'albumen prennent une position nettement pariétale.

Dans la partie centrale du sac pendant la même période, les noyaux, qui ont pris dès le début une position pariétale, se multiplient et restent reliés entre eux par de fins prolongements protoplasmiques (fig. 243) qui divisent la large vacuole centrale en alvéoles irrégulières.

L'apparition des cloisons cellulaires se produit brusquement dans le fond micropylaire du sac (fig. 245) au sein même de la masse d'albumen sans passer par la structure réticulaire. La sphère embryonnaire est alors très bien formée et le suspenseur s'est considérablement allongé. Le sac a atteint son développement définitif et la formation des cloisons cellulaires s'étend rapidement au contact de ses parois (fig. 246).

Lorsque les protubérances cotylédonaires apparaissent (fig. 247) l'albumen nucléaire occupe la totalité de l'espace central du sac ; il y offre une structure réticulaire comportant de nombreux noyaux placés aux nœuds du réseau. Les vacuoles ainsi formées sont petites et régulières ; très rapidement ce système fait place à un véritable tissu cellulaire (fig. 248) particulièrement bien constitué dans la région micropylaire où il enveloppe complètement le corps embryonnaire. Dans cette partie du sac, s'est assez précocement formée une couche cellulaire très régulière (fig. 248) pre-

nant et conservant des caractères particuliers qui la différencient du reste du tissu. Cette zone, bien visible en 248, indiquée par des hâchures sur le schéma figuré en 250, correspond à la portion de l'albumen qui subsistera à maturité sous forme de gaine radiculaire ; les cellules qui la constituent, très régulières, présentent un contenu d'aspect plus dense. A ce stade, dans la partie centrale de la graine, les cellules du nucelle se sont différenciées en un périsperme amylacé ; sur le bord externe, elles ont été résorbées et le sac se trouve bordé par la cuticule nucellaire qui, chez le *Herniaria glabra*, se présente sous un aspect très finement ondulé. Les dernières portions du nucelle destinées à subir la résorption constituent encore au micropyle, au contact immédiat des téguments, une petite calotte aux cellules disposées en files radiales (fig. 247).

L'embryon, dans la figure 248, se présente en coupe sagittale ; cette disposition peu fréquente est due probablement à une rotation du plan de symétrie de l'embryon par torsion légère du long suspenseur (fig. 249).

Bien avant que l'embryon n'ait atteint sa taille définitive (fig. 250), le sac se montre complètement rempli d'un tissu plus ou moins lâche d'albumen dans lequel s'enfoncent les cotylédons A la chalaze en particulier (fig. 251), ce tissu apparaît peu consistant ; sa structure rappellerait celle d'un très fin réticulum plasmatique ; cependant, dans cette région, se constituent des amas cellulaires bien différenciés.

A maturité l'embryon présente la forme d'un arc assez étendu occupant plus de la moitié de la circonférence de la graine (fig. 252). La base de la radicule est coiffée d'une gaine d'albumen (fig. 253) composée d'une seule assise cellulaire ; cette gaine s'étend fort peu le long de la radicule, un peu plus haut sur la face externe que sur la face interne.

Le fait caractéristique du développement de l'albumen chez le *Herniaria glabra*, semble surtout résider dans une extension remarquable des formations cellulaires et surtout dans leur différenciation précoce en deux couches très dissemblables dans la région micropylaire.

Polycarpon tetraphyllum L.

Le genre *Polycarpon* a été étudié par Meunier (60) en 1890. Cet auteur constate, dans le spermoderme des Polycarpées dont il fait une sous-famille des Caryophyllacées et dont il examine plusieurs espèces, la présence de

caractères qui les rattachent au type caryophyllique. En 1927, T. Rocèn (66) s'attache à l'étude embryologique de ces mêmes Polycarpées qu'il considère comme une tribu des Alsinoïdées, sous-famille des Caryophyllacées. Décri-

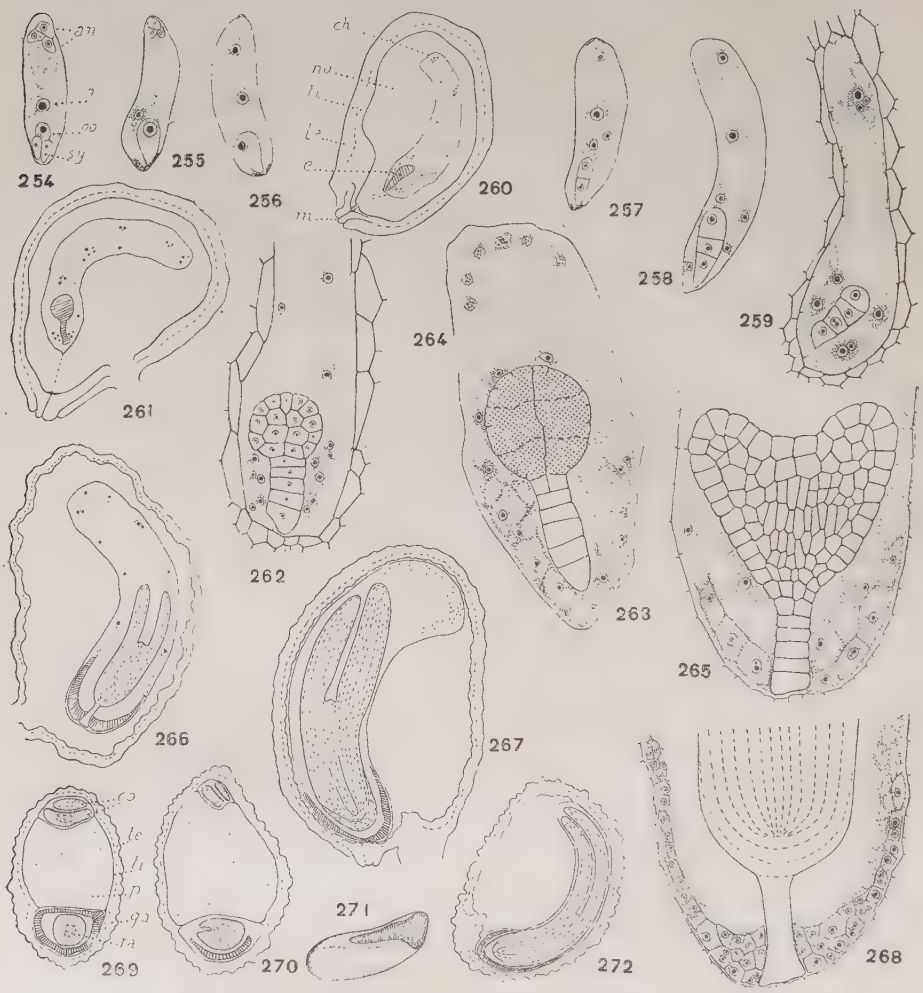

Fig. 254 à 272. — *Polycarpon tetraphyllum* L. — L'évolution de l'albumen. De 254 à 258, premiers stades ; de 259 à 261, période de prolifération nucléaire ; de 262 à 265, organisation cellulaire au micropyle : en 266 et 267, résorption de l'albumen ; de 268 à 272, aspect de la graine adulte. G : 50 p. 269 à 272 ; 100 p. 260 et 261, 266 et 267 ; 205 p. 268 ; 300 p. 254 à 259, 262 à 265.

vant le développement de l'albumen, il note le mode de division des noyaux, à la fois par mitose et par amitose, et la localisation plus importante de l'endosperme autour du suspenseur.

Il ne se forme pas de diverticule et à maturité persiste une gaine d'albumen particulièrement régulière.

R. Souèges (78) en 1945, à la suite de ses observations sur le développement de l'embryon chez le *Polycarpon tetraphyllum* L., émet des conclusions qui lui permettent de préciser ses précédentes observations sur le *Herniaria*.

Nous avons pu, chez le *Polycarpon tetraphyllum*, suivre la complète évolution de l'albumen.

Le sac embryonnaire du *Polycarpon tetraphyllum* L. est assez volumineux et nettement enfoncé dans le nucelle. La figure 254 le représente peu avant la fécondation : l'oosphère est accompagnée des deux synergides ; trois grosses antipodes occupent le fond chalazien et les deux noyaux polaires sont fusionnés en une volumineuse mésocyste entourée d'un protoplasme abondant non vacuolaire. Après la fécondation (fig. 255) les synergides disparaissent et les antipodes dégénèrent à leur tour ; le volume de l'oosphère s'accroît ; elle demeure cependant un certain temps indivise. Le noyau primaire d'albumen entre au contraire en division assez tôt comme le prouve la figure 256 où l'on voit que l'un des deux nouveaux noyaux se dirige vers la chalaze tandis que l'autre reste au voisinage de l'œuf. Ce dernier noyau semble manifester une grande activité mitotique, car, en 257, alors que le proembryon est bicellulaire, il est sur le point de se diviser pour la deuxième fois ; quatre noyaux, de la sorte, se forment dans la région micropylaire, tandis que, à la chalaze s'observe encore le seul noyau issu de la première division. Le sac embryonnaire n'a pas sensiblement changé de volume mais subitement, à peu près au moment où le proembryon compte trois cellules, il s'accroît (fig. 258), en s'allongeant surtout du côté de la chalaze. Dans cette région, le noyau d'albumen ne tarde pas à se diviser (fig. 259), donnant bientôt naissance à un amas nucléaire entouré d'un protoplasme nettement plus dense que celui qui occupe le reste du sac. Dans la partie centrale, l allongement rapide du sac a provoqué un étirement de la masse cytoplasmique déjà vacuolaire et sa séparation en deux minces couches pariétales limitant une vaste vacuole centrale. Ce phénomène particulièrement significatif dans la figure 259, explique l'aspect qu'offre, un peu plus tard, le sac représenté en 260, où les noyaux d'albumen se sont assez régulièrement répartis dans les couches pariétales mais se sont surtout multipliés aux deux extrémités. Le sac commence seulement à se courber légèrement, l'ovule est peu campylotrope. Pendant cette période de construction, tous les éléments de l'ovule s'accroissent simultanément et le volume général de la graine

augmente aussi très sensiblement (fig. 261). L'embryon proprement dit est devenu sphérique (fig. 262) et sa partie inférieure ainsi que le suspenseur sont entourés de nombreux noyaux d'albumen disséminés dans un cytoplasme dont la structure semble encore homogène. Au-dessus de l'embryon, l'albumen est représenté par quelques noyaux isolés le long des parois ; l'activité digestive apparemment nulle du côté interne, où se différencient déjà les larges cellules du périsperme, semble se ralentir sur la face externe ; la couche nucellaire située entre la paroi externe du sac et les téguments se réduit à quelques assises de cellules ; c'est seulement au stade représenté en 267, quand l'embryon a déjà atteint plus des trois quarts de sa longueur normale, qu'aura lieu la disparition complète de ces couches nucellaires.

Cependant, dès que l'embryon a pris sa forme sphérique, la phase de résorption commence à la chalaze (fig. 264) où les noyaux, plus ou moins déformés, donnent des signes de caryolyse et se désagrègent en particules de chromatine. L'amas chalazien ne prend pas un développement considérable et il reste en général limité à une couche pariétale plus épaisse, où les noyaux sont plus rapprochés que dans les parties centrales du sac.

Au micropyle (fig. 263) la masse plasmatique d'albumen renfermant des noyaux assez petits et peu nombreux, s'est creusée d'alvéoles irrégulières limitées par des travées assez minces. Des cloisons cellulaires ne tardent pas à apparaître dans ce tissu spongieux à partir de la base du suspenseur (fig. 265).

Ce tissu micropylaire se développe dans la partie inférieure du sac seulement et ne dépasse pas, au stade représenté en 266, la moitié de la radicule. Il prend d'emblée l'aspect qu'il offrira à maturité ; il formera une seule assise de cellules sauf au fond du sac et la partie nucléaire spongieuse qui le bordait primitivement se résorbera peu à peu comme du reste toutes les parties de l'albumen demeurées nucléaires. La figure 267 montre que ces éléments ne subsistent plus qu'à l'état de vestiges aux pointes externes de la gaine cellulaire et dans le fond chalazien. Dans la graine subadulte (fig. 268) quelques fines granulations, bordant les cellules au contenu dense de la gaine, sont les seuls restes des éléments nucléaires de l'albumen. On peut sur cette figure se rendre compte de la structure de la gaine, qui forme, à maturité, un étui radiculaire plus étendu sur la face externe que sur le

bord interne ; cette même disposition ressort de l'examen du schéma 272 relatif à une graine adulte.

Les coupes transversales 269 et 270 et la figure 271 permettent de se faire une idée précise de la forme de cette gaine endospermique. Assez massive à la base, elle s'amincit plus haut sous la poussée du développement ovalaire que prend l'axe hypocotylé au voisinage du point d'insertion des cotylédons. Sur sa face interne, au contact du périsperme, s'observe une profonde échancrure.

L'embryon, dont les cotylédons sont légèrement plus longs que l'hypocotyle, est faiblement courbé ; il décrit un arc peu étendu qui ne dépasse guère la moitié de la circonférence totale de la graine.

Le développement de l'albumen chez le *Polycarpon tetraphyllum* offre d'étroits rapports avec ce qui a été décrit au sujet des *Amarantus* et, mise à part la plus grande précocité avec laquelle apparaissent les cloisons cellulaires, on ne peut guère noter de caractères différentiels importants. Les premiers stades se sont particulièrement bien prêtés à l'étude du comportement des noyaux issus des premières divisions.

Corrigiola littoralis L.

En 1890, Meunier (60) a examiné le *Corrigiola littoralis* qu'il classe dans les Illécébracées. Ses recherches lui ont permis de rapporter cette espèce au type caryophyllique. La même plante est classée par T. Rocèn (1927) à côté des *Herniaria* dans les Paronychiées, tribu des Caryophyllacées. L'albumen, dont le mode de formation se rapporte au type *Silene*, présente cependant la particularité de se cloisonner par épaississement des travées plasmatiques sans passer par le stade initial alvéolaire. De plus, le sac embryonnaire montre fréquemment un renflement latéral, plus ou moins voisin du micropyle, rappelant l'ébauche d'un diverticule.

L'ovule du *Corrigiola littoralis*, assez fortement campylotrope, contient un sac embryonnaire de petite taille profondément enfoncé dans le nucelle. Les antipodes persistent très peu de temps après la fécondation ; le noyau primaire d'albumen se divise avant l'oospore (fig. 273). Tout de suite commence un accroissement considérable du sac aussi bien en largeur qu'en longueur. Dans la figure 274, le proembryon étant bicellulaire, la cavité fortement agrandie ne contient que quelques noyaux surtout localisés au micropyle tout près du proembryon ; le proto-

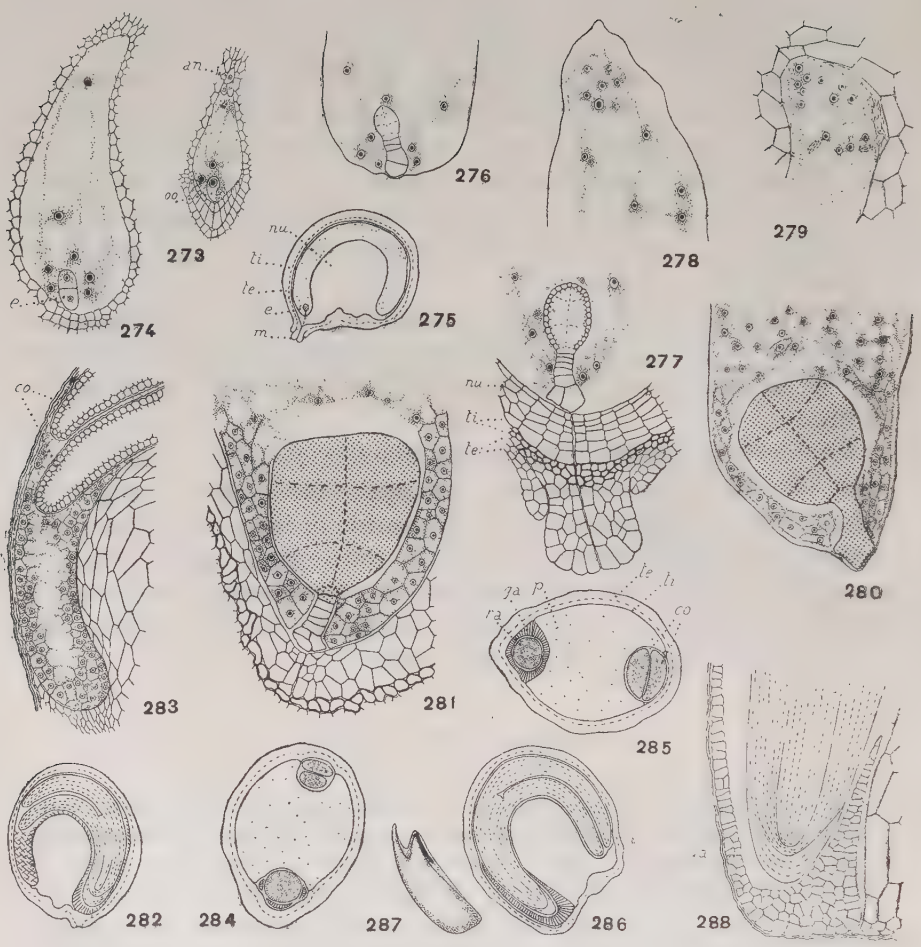

FIG. 273 à 288. — *Corrigiola littoralis* L. — La formation de la gaine de l'albumen. En 273, 274 et 275, évolution du sac embryonnaire ; en 276, 277 et 280, région micropylaire ; en 278 et 279, région chalazienne ; de 281 à 283, phase cellulaire ; de 284 à 288, stade adulte. G : 27 p. 275, 282, 284 à 287 ; 100 p. 283 et 288 ; 205 p. 273, 274, 276 à 281.

plasme est très peu abondant ; il forme quelques travées qui parcourent la grande vacuole centrale. Le sac, dont le développement se poursuit avec une grande rapidité, atteint sa taille presque définitive dès le stade représenté en 275 ; à ce moment, l'embryon correspond sensiblement à celui de la figure 277 et l'albumen nucléaire, presque exclusivement pariétal, est peu abondant. La figure 276 montre un embryon encore jeune environné de quelques noyaux accompagnés d'un protoplasme très

réduit. Sur la figure 277, on peut constater que l'albumen, au moment où l'embryon va devenir sphérique n'a pas atteint de grandes proportions. A ce même moment, le nucelle ne compte plus, au micropyle, que cinq à six couches cellulaires et l'assise interne du tégument interne se différencie déjà en épaississant fortement ses parois.

A la chalaze, par contre, de bonne heure, se remarque une accumulation nucléo-plasmatique dont l'aspect particulièrement dense semble indiquer une grande activité (fig. 278). La figure 279 montre que, dans cette région au moins, la division des noyaux s'effectue par mitose.

Dès que le sac a atteint son volume définitif, commence une période de prolifération nucléaire qui s'étend très vite à toute la cavité. Le cytoplasme environnant devient réticulaire puis apparaissent des parois qui isolent les noyaux en de nombreuses cellules plus ou moins régulières. On peut juger de la rapidité du phénomène en comparant les figures 280 et 281 : dans la première, où le sommet de la sphère embryonnaire commence à s'aplatir, les parois commencent seulement à se former, progressant à partir de la base du suspenseur ; dans la seconde, où l'aplatissement de l'embryon sphérique est bien marqué sans que se manifeste encore la moindre protubérance, les cellules de l'albumen sont très bien constituées et forment, dans le fond du sac, un véritable tissu enveloppant l'embryon et le suspenseur (fig. 281). Ce cloisonnement cellulaire se poursuit dans les couches pariétales jusqu'à la chalaze (fig. 283). Mais ce tissu ne tarde pas à se résorber sous la poussée des cotylédons et on voit, sur le schéma figuré en 282, que l'albumen a presque complètement disparu sur la face externe de la région centrale du sac. Au contraire, le tissu subsiste sur la face interne et aux deux extrémités. La région chalazienne, en particulier (fig. 283), est entièrement tapissée de cellules remarquablement bien constituées qui ne disparaissent qu'au fur et à mesure de la progression des cotylédons.

A maturité, l'albumen a totalement disparu sauf dans la partie micropylaire où persiste la gaine radiculaire (fig. 286). Ce tissu endospermique présente chez le *Corrigiola littoralis* quelques particularités : l'étui, assez allongé, formé d'une seule couche cellulaire le long des parois, s'épaissit très fortement et emplit le fond micropylaire, au contact immédiat des téguments, d'un massif cellulaire important (fig. 288).

Cette disposition donne à la gaine un aspect plus trapu ; en outre, des échancrures assez profondes font apparaître à sa partie supérieure trois prolongements visibles sur la figure 287 : le plus allongé s'étend sur la face externe et atteint environ la moitié de la longueur de l'axe hypocotylé ; les deux autres sont latéraux et légèrement moins étendus. La face interne porte une échancrure assez accentuée et s'applique étroitement contre les larges cellules du périsperme central. Les coupes transversales 284 et 285 rendent compte de cette disposition : la première, passant au niveau de la partie supérieure de la gaine, précise, autour de la section radiculaire, l'emplacement des trois prolongements endospermiques ; dans la seconde, intéressant un plan plus inférieur, on peut voir comment l'étui d'albumen enveloppe la radicule, se moulant exactement dans l'espace ménagé entre le corps embryonnaire, le périsperme et les téguments.

Les faits caractéristiques qui ressortent du développement de l'albumen chez le *Corrigiola littoralis* se rapportent surtout à la succession bien tranchée de deux périodes dans la phase de construction de l'albumen : l'accroissement du sac et la prolifération nucléaire. On doit retenir aussi la grande rapidité avec laquelle s'organise cellulairement l'albumen au terme ultime de sa phase de construction.

Scleranthus perennis L.

Meunier (60) (1890), range le *Scleranthus annuus* L. avec le *Corrigiola littoralis* dans la famille des Illécébracées et, d'après les caractères du spermoderme, le rattache également au type caryophyllique.

T. Rocèn (66) (1927), fait entrer le *S. perennis* dans la tribu des Scléranthées de la sous-famille des Caryophyllacées-Alsinoïdées ; l'auteur reconnaît le caractère fragmentaire de ses observations, dû à des difficultés purement techniques. Il observe le mode de formation nucléaire de l'albumen et estime difficile de vérifier à maturité l'existence et les caractères de l'endosperme et du périsperme. Il confirme les quelques observations, datant de 1916, de Dahlgren (18) sur le genre *Scleranthus* pour ce qui concerne les affinités existant entre les Plombaginales, les Primulales et les Centrospermées.

En 1938, R. Souèges (75) a étudié de manière serrée la marche de la segmentation chez le *Scleranthus perennis* L. Il constate que, sauf quelques différences d'ordre secondaire, les lois du développement chez cette espèce, sont identiques à celles qu'il a précédemment établies au sujet du *Sagina procumbens* L. L'évolution de l'albumen, que nous avons pu suivre chez le *Scleranthus perennis* L. a permis de constater quelques particularités assez intéressantes que ne présentent pas les autres Centrospermées.

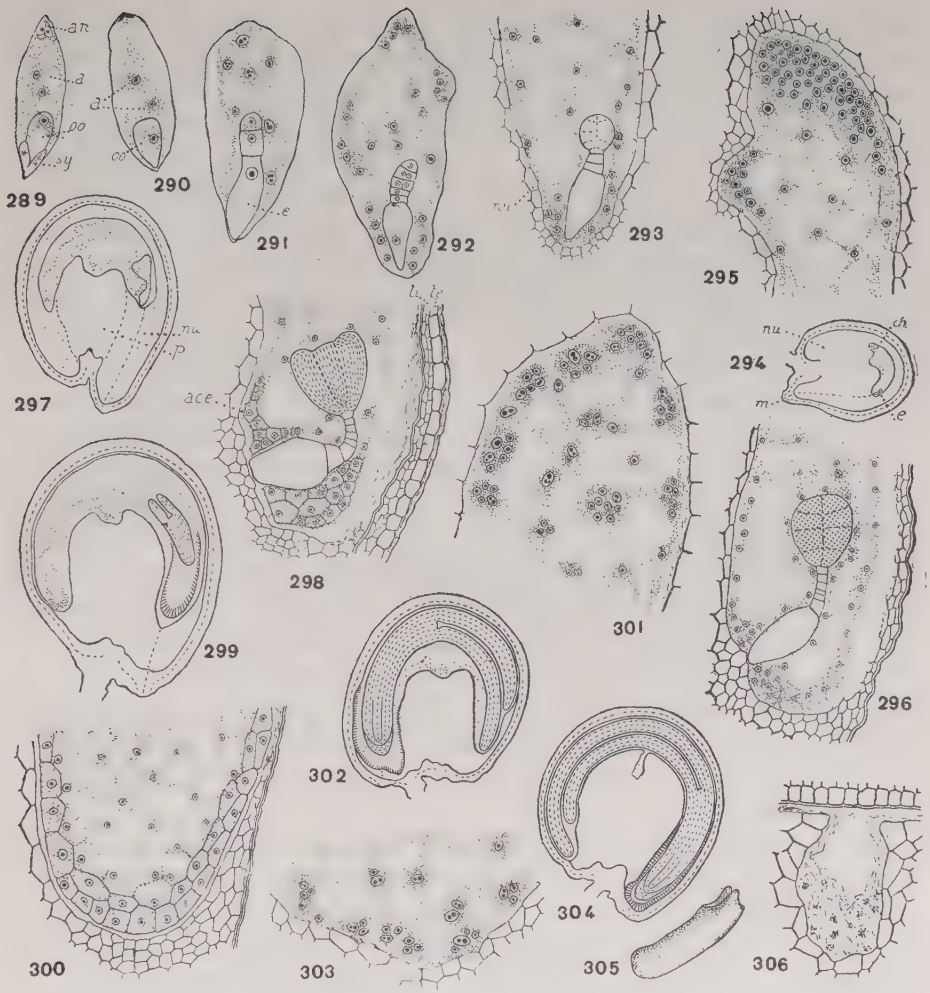

Fig. 289 à 306. — *Scleranthus perennis* L. — L'évolution de l'albumen. De 289 à 291, premiers stades ; en 292, période nucléaire ; de 293 à 296, période réticulaire ; de 297 à 301, période du cloisonnement ; en 302 et 303, période de résorption ; de 304 à 306, état adulte. G : 14 p. 302, 304 et 305 ; 27 p. 294, 297, 299 ; 100 p. 296 et 298 ; 205 p. 289 à 293, 295, 300, 301, 303 ; 300 p. 306.

Le *Scleranthus perennis* L. possède des ovules présentant un caractère fortement campylotrope. Le sac embryonnaire estp eu volumineux et occupe une position très profonde dans le nucelle (fig. 294).

La figure 289 représente un sac embryonnaire adulte un peu avant la fécondation ; les noyaux polaires ne sont pas encore

fusionnés. Après la fécondation (fig. 290) les synergides et les antipodes disparaissent ; le noyau primaire d'albumen entre en division bien avant l'oospore. Les deux premiers noyaux formés semblent se localiser aux deux extrémités du sac qui, dès ce moment, commence à s'accroître en longueur et en largeur. Au stade représenté en 291, il y a tout lieu de penser que les quatre noyaux présents à l'extrémité chalazienne dérivent, par deux divisions successives, de l'un des deux noyaux issus de la première division du noyau primaire ; ce noyau serait ainsi à l'origine de l'abondante accumulation nucléo-plasmatique chalazienne dont on peut suivre la formation sur les figures 292, 295 et 301. Au micropyle, l'activité semble moins grande. Néanmoins quelques noyaux se répartissent autour du proembryon dont la cellule basale a déjà atteint des dimensions remarquables. Les noyaux d'albumen sont volumineux et comportent fréquemment deux ou plusieurs nucléoles. Ils sont disséminés irrégulièrement dans un protoplasme qui forme de bonne heure des travées partageant la cavité du sac en plusieurs alvéoles (fig. 292). Cette structure alvéolaire s'affirme dans toute la partie centrale de la cavité tandis que, à la base de l'embryon, les éléments d'albumen accumulés prennent un aspect finement réticulé (fig. 296). A cet aspect, succède rapidement (fig. 298) une structure cellulaire, la formation des cellules se propageant le long des parois jusqu'au fond de la cavité micropylaire (fig. 299 et 302).

D'autre part, à la chalaze, à peu près au moment où le corps embryonnaire prend la forme sphérique, se produit une sorte de boursouflure plus ou moins latérale (fig. 295) où émigrent de nombreux noyaux et un protoplasme dense. Cette formation nucléo-plasmatique est tout à fait comparable au syncytium chalazien encore tout proche et se fait particulièrement remarquer par le nombre exceptionnel de noyaux entassés dans le cytoplasme. Le sac occupe alors dans l'ovule la position centrale visible en 294. La boursouflure, que l'on peut assimiler à ces diverticules que Rocèn a souvent rencontrés chez les Caryophyllacées, est nettement orientée vers la base de l'ovule, c'est-à-dire vers les tissus voisins du raphé où aboutissent les tissus conducteurs du funicule. Le schéma 297 correspond au détail de la figure 298. A ce stade de la différenciation des cotylédons, le sac embryonnaire s'est relativement peu allongé. Le diverticule s'est assez peu enfoncé dans le tissu nucellaire.

Celui-ci, à ce moment, subit de profondes transformations : le périsperme s'organise en larges cellules qui se remplissent peu à peu de grains d'amidon et font contraste, de la sorte, avec la zone nucellaire destinée à disparaître au cours de l'accroissement du sac. Cette limite entre les deux zones est indiquée sur le schéma par un pointillé.

Cet allongement du sac se poursuit assez lentement et, semble-t-il, par les deux extrémités à la fois, car au stade représenté en 299, le canal micropylaire est sensiblement réduit dans sa longueur. A ce moment, quand les cotylédons sont bien formés, l'albumen est cellulaire uniquement sur les parois de la partie micropylaire comme le montre la figure 300. Cette figure se rapporte à une coupe passant par un plan différent de celui qu'occupe le suspenseur. Toute la partie centrale est remplie par un tissu spongieux consistant en un réseau protoplasmique aux nœuds duquel se placent des noyaux souvent plus petits que dans les autres régions.

La figure 301 représente la région de la chalaze au même stade. L'albumen y forme un important réseau nucléaire où la réunion des noyaux par petits groupes indiquerait leur division sur place par amitose.

La phase de résorption commence tardivement et il apparaît bien qu'elle se déroule en corrélation étroite avec la croissance de l'embryon. Lorsque celui-ci a presque atteint sa taille normale (fig. 302) l'albumen a complètement disparu de la face externe, sauf dans la partie micropylaire. Au contraire, sur la face interne, subsiste encore une couche nucléaire et, dans le diverticule, s'observent des amas de noyaux répartis dans un réticulum plasmatique ayant le même aspect que celui qui se forme à la chalaze (fig. 304). Ce diverticule, au cours de la maturation de la graine, va se trouver peu à peu comprimé par le périsperme qui, en se développant, va remplir toute la cavité centrale limitée par la courbure du sac embryonnaire. C'est ce qu'on voit sur le schéma 304. La figure 306 montre en détail, à un fort grossissement, le contenu désorganisé de la formation diverticulaire peu avant sa résorption, sensiblement vers la maturité de la graine.

L'embryon est fortement recourbé ; son cotylédon externe est nettement plus allongé que le cotylédon interne ; la partie hypocotylée est courte et représente un peu plus du tiers de la longueur embryonnaire totale.

Enfin, la gaine d'albumen, figurée en 305, se montre assez étendue ; elle se termine par deux prolongements latéraux que sépare une échancrure assez profonde sur la face interne.

L'accumulation considérable des noyaux à la chalaze et la présence d'une sorte de diverticule, disposition fréquente chez les Caryophyllacées, sont les deux particularités qui caractérisent assez nettement l'histoire du développement de l'albumen chez le *Scleranthus perennis*.

A d'autres égards, cette espèce se montre très différente des Chénopodiacées et des familles voisines ; elle présente, par contre, beaucoup d'affinités avec les représentants du groupe des Caryophyllales.

IV

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1° Le fait fondamental, le plus frappant, qui se dégage de nos observations est la *grande homogénéité* qui règne dans les règles générales qui président au développement de l'albumen chez les Centrospermées. Ce développement appartient dans tous les cas au type nucléaire et pour se faire une idée précise des particularités qu'il présente, il convient de le partager en deux périodes correspondant aux deux périodes que l'on distingue généralement dans le développement de la graine et de l'embryon : une période de construction et une période de résorption. Dans la première on assiste à la formation normale d'un albumen nucléaire; dans la deuxième, toute construction s'arrête pour faire place à des phénomènes de destruction auxquels résiste toutefois, dans tous les cas, une petite portion de tissu endospermique. Au cours de cette deuxième période, trois groupes de noyaux d'albumen ont été envisagés : un groupe micropylaire, un groupe pariétal et un groupe chalazien; leur comportement aux divers stades a pu ainsi être mieux suivi et les différences mieux dégagées.

2° Les notions générales qu'a fournies, de la sorte, l'histoire de l'albumen vrai, s'ajoutent, pour bien définir les Centrospermées, aux caractères communs, bien peu nombreux, il faut le reconnaître, qu'offrent les espèces de ce groupe : l'ovule campylotrope, la présence de deux téguments, un embryon recourbé autour d'un périsperme central amylacé.

3° Le périsperme central se développe selon des processus très constants. Etant donnée la position du sac dans l'intérieur du nucelle et la forme plus ou moins recourbée que prennent ces deux parties dans l'ovule campylotrope, on peut considérer deux régions dans les tissus nucellaires : une région externe, sur la face convexe, destinée à disparaître totalement et une région

interne, sur la face concave, qui seule, donne naissance au périsperme. D'où la position centrale que prend dans la graine ce tissu de réserve.

4° L'histoire du développement de la graine et de l'albumen vrai, chez les Centrospermées, offre assurément des différences nombreuses et fort intéressantes. Cependant, ce ne sont que des différences de degré ; elles ne permettent nullement de faire des catégories ou de définir des types bien tranchés. Pour ce qui concerne les téguments, Meunier a fort bien démontré comment on passait insensiblement de l'un à l'autre des deux types qu'il a distingués. L'ovule est plus ou moins recourbé (ex. *Beta* et *Telephium*), souvent amphitrope (ex. *Basella*, *Mirabillis*) quelquefois même presque anatrope (ex. *Polycarpon*). Le sac adulte est plus ou moins volumineux, plus ou moins enfoncé dans le nucelle (ex. *Amarantus*, *Scleranthus*), droit ou courbé en U (ex. *Oxybaphus*, *Herniaria*) ; les antipodes dégénèrent en général rapidement, mais quelquefois persistent plus longtemps (ex : *Salsola*, *Chenopodium*, *Mirabilis* et *Oxybaphus*). Le périsperme est plus ou moins abondant et selon la forme que prend l'embryon, occupe des espaces variables (*Spinacia*, *Salsola*, *Basella*, *Mirabilis*).

L'albumen vrai, enfin, offre dans son évolution, des variations plus ou moins profondes qui peuvent être rapportées à la différence de longueur des deux périodes de construction et de résorption, et aussi aux proportions plus ou moins étendues de tissu simplement syncytial, de tissu dit spongieux et de tissu nettement cellulaire qui se constituent dans les trois régions, micropylaire, chalazienne et pariétale du sac.

5° Le groupe chalazien des noyaux d'albumen engendre un véritable haustorium endospermique, qui préside surtout à la digestion de la base du nucelle et qui peut être comparé aux haustoriums de même origine que l'on rencontre chez beaucoup d'autres plantes, notamment chez les Gamopétales. Chez les Centrospermées de la sous-classe des Apétales, il n'a pu être observé de ces diverticules latéraux rappelant ceux que Rocèn a décrits chez les Caryophyllacées. Seul le *Scleranthus* possède, au voisinage de la chalaze, un renflement latéral, qui devient central au cours du développement de la graine et qui, sous certains rapports, peut être comparé aux diverticules signalés par Rocèn.

6° La portion d'albumen qui persiste dans la graine adulte prend l'aspect d'une gaine radiculaire. Cette gaine se rencontre

d'une manière constante et doit donc être considérée comme une partie constitutive normale de la graine des Centrospermées. Elle présente, avec les espèces, des différences nombreuses et ces différences tiennent à sa structure (ses cellules étant généralement disposées en une seule assise comme chez les *Amarantus* ou pouvant former des massifs plus ou moins épais comme chez le *Corrigiola*), à son étendue plus ou moins grande (ex. *Rivina*, *Mirabilis*), à la surface variable de la partie hypocotylée de l'embryon qu'elle recouvre (ex. *Basella*, *Rivina*), à sa configuration générale surtout, ses bords offrant des parties saillantes et des parties rentrantes diversement orientées (ex. *Beta*, *Amarantus*, *Corrigiola*).

7° Toutes ces données peuvent certainement servir à préciser les caractères morphologiques des Centrospermées, mais comme cette alliance est très vaste et encore mal délimitée, de nouvelles observations sont encore nécessaires pour que ces données puissent intervenir utilement pour déterminer les rapports qu'offrent les Centrospermées avec d'autres groupements ou encore pour bien définir les divisions qu'on peut introduire dans leur sein. Les considérations que certains chercheurs ont développées à cet égard renferment incontestablement une trop grande part d'hypothèses.

En terminant, je me permettrai d'exprimer le vœu que les auteurs français d'ouvrages de Botanique, abandonnant cette fâcheuse habitude de reproduire les textes de ceux qui les ont précédés sans recourir aux publications originales, admettent une fois pour toutes que le tissu de réserve de la graine des Centrospermées est bien un périsperme et non un albumen vrai.

Vu : le Président de la thèse,

MASCRÉ.

Vu : le Doyen,

A. DAMIENS.

Vu et permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris,

ROUSSY.

BIBLIOGRAPHIE

1. Artschwager (E.). — On the anatomy of *Chenopodium album* L. *Amer. Journ. of Bot.*, 1920, **7**, p. 251-256.
2. Artschwager (E.). — Anatomy of the vegetative organs of the sugar beet *Journ. agricult. Res.*, 1926, **33**, p. 143-176.
3. Artschwager (E.). — Development of flowers and seed in the sugar beet. *Journ. agricult. Res.*, 1927, **34**, p. 1-25.
4. Artschwager (E.). — Micro and Macrosporogenesis in sugar beet with special reference to the problem of incompatibility. *Mem. Hort. Soc. New York*, 1927, **3**, p. 295-297.
5. Artschwager (E.) and Starrett (Ruth C.). — The time factor in fertilization and embryo development in the sugar beet. *Journ. agricult. Res.*, 1933, **47**, p. 823-843.
6. Balicka-Iwanowska (G.). — Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales. *Flora*, 1899, **86**, p. 47-71.
7. Bhargava (H. R.). — Contribution to the morphology of *Boerhaavia repanda*. *Journ. ind. bot. Soc.*, 1932, **11**, p. 303-326.
8. Bhargava (H. R.). — Contribution to the morphology of *Mollugo nudicaulis* Lamk. *Proc. ind. Acad. Sc. B.*, 1934, **1**, p. 271-278.
9. Bhargava (H. R.) — The life history of *Trianthema monogyna* L. *Proc. ind. Acad. Sc. B.*, 1936, **2**, p. 49-58.
10. Bhargava (H. R.). — The life history of *Chenopodium album* L. *Proc. ind. Acad. Sc. B.*, 1936, **2**, p. 179-200.
11. Billings (F. H.). — Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. *Flora*, 1901, **88**, p. 253-318.
12. Braun (A.). — Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. *Abh. Ak. Berlin, phys. Kl.*, 1856, p. 311-376.
13. Chalon (J.). — La graine des Légumineuses, Mons, 1875.
14. Clos (D). — Les graines de l'*Artiplex hortensis* et leur germination. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1857, **4**, p. 441.
15. Cohn (F. M.). — Beiträge zur Kenntnis der Chenopodiaceen. *Flora*, 1904, **106**, p. 51-89.
16. Crété (P.). — Recherches histologiques et physiologiques sur l'embryologie des Labialiflores. Contribution à l'étude des formations haustoriales. *Thèse Doct. ès Sc.*, Paris, 1942.
17. Coulter (J. M.) and Chamberlain (Ch. J.). — Morphology of Angiosperms. D. Appleton, édit., New York, 1912.

18. Dahlgren (K. V. O.) — Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. *Svenska Vet. Akad. Handl.*, 1916, **56**, n° 4, p. 1-80.

19. Dahlgren (K. V. O.). — Ueber das Vorkommen von Stärke im Embryosacke der Angiospermen. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, 1927, **45**, p. 374-379.

20. Favorsky (N.). — Materialien zur Biologie und Embryologie der Zuckerrube. *Trudy Nauch. Inst. Selek.* (Contrib. Sc. Plant. Breed. Ind.), 1928, **2**, p. 1-18.

21. Fiedler (H.). — Beiträge zur Kenntnis der *Nyctaginaceae*, *In. Diss.*, Halle a. S., 1910.

22. Fischer (A.). — Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. *Jenaische Zeits. Med. Nat.*, N. F., 1880, **7**, p. 9-132.

23. Gibbs (L. S.). — Notes on the development and structure of the seed in the *Alsinoideae*. *Ann. of Bot.*, 1907, **21**, p. 25-55.

24. Guignard (L.). — Recherches d'embryogénie végétale comparée. I. Légumineuses. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1881, série 6, **12**, p. 1-166.

25. Guignard (L.). — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames-Angiospermes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, série 6, 1882, **13**, p. 136-199.

26. Guignard (L.). — Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. *Journ. de Bot. Morot*, 1893, **7**, p. 1 et s.

27. Harz (C. O.). — Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885.

28. Hayward (H. E.). — The structure of economic plants, New York, 1938.

29. Heel (J. D. van). — Onderzoekingen over de ontwikkeling van de anthere, van de zaadknop en van hed zad bij *Beta vulgaris* L. *Thesis*, Delft 1925.

30. Hegelmaier (F.). — Untersuchungen über die Morphologie des Dicotyledonen-Endosperms. *Nova Acta Leop.-Car. Akad. Naturf.*, 1885, **49**, n° 1, p. 59-68.

31. Hegelmaier (F.). — Ueber die Orientierung des Keines in Angiospermensamen. *Bot. Zeit.*, 1895, **53**, p. 143-173.

32. Heimerl (A.). — Beiträge zur Anatomie der Nyctagineen. I. Zur Kenntnis des Blutenbaues u. der Fruchtentwick. einiger Nyctagineen (*Mirabilis Jalapa* L. u. *longiflora* L., *Oxybaphus nyctagineus* Sweet.). *Denkschr. Akad. Wien. math. nat. Kl.*, 1887, **53**,2 Abt., p. 61-78.

33. Hofmeister (W.). — Neuere Beobacht. über Embryobildung der Phanerogamen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1858, **1**, p. 82-190.

34. Hofmeister (W.). — Neuere Beiträge zur Kenntnis der Embryobild. der Phanerogamen. I. Dicotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zelltheilung wachsendem Endosperm. *Abhandl. Kön. sachs. Gesells. Wiss.*, 1859, **6**, p. 535-672.

35. Humphrey (J. E.). — The development of the seed in the *Scitamineae*. *Ann. of Bot.*, 1896, **10**, p. 1-40.

36. Hutchinson (J.). — The families of flowering plants. I. Dicotyledons. Macmillan édit., London, 1926.

37. Jacobsson-Stiasny (E.). — Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm-und Haustorienbildung bei den Angiospermen. *Sitzb. Ak. Wien, math.-nat. Kl.*, 1914, **123**, Abt. 1, p. 467.

38. Johnson (D. S.). — On the development of *Saururus cernuus* L. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 1900, **27**, p. 365-372.

39. Johnson (D. S.). — On the development of certain *Piperaceae*. *Bot. Gaz.*, 1902, **34**, p. 321-340.

40. Joshi (A. C.) and Rao (C. V.). — A contribution to the anatomy, morphology and cytology of the flowers of *Digera arvensis*. *Journ. ind. bot. Soc.*, 1934, **14**, p. 201-236.

41. Joshi (A. C.). — Contribution to the life history of *Stellaria media* L. *Proc. ind. Acad. Sc. B.*, 1936, **3**, p. 8-22.

42. Joshi (A. C.) and Rao (V. R.). — The embryology of *Gisekia pharnacioides* L. *Proc. ind. Acad. Sc. B*, 1936, **3**, p. 71-92.

43. Joshi (A. C.). — A contribution to the embryology and cytology of *Rivina humilis* L. *Journ. ind. bot. Soc.*, 1936, **15**, p. 91-103.

44. Joshi (A. C.). — A note on the antipodals of *Digera arvensis* Forsk. *Current Science*, 1936, **4**, n° 10, p. 741-742.

45. Joshi (A. C.) and Kajale (L. B.). — Fertilization and seed development in *Amarantaceae*. *Proc. ind. Acad. Sc. B.*, 1937, 5, p. 91-100.

46. Kajale (L. B.). — The female gametophyte of *Alternanthera sessi*- R. Br. *Proc. ind. Acad. Sc. B.*, 1935, **2**, n° 5, p. 476-480.

47. Kajale (L. B.). — Embryo development in *Boerhaavia diffusa* L. *Curr. Sc.*, 1936, **4**, p. 743.

48. Kajale (L. B.). — A case of polyembryony in the *Nyctaginaceae*. *Curr. Sc.*, 1937, **5**, p. 429.

49. Kajale (L. B.). — Embryology of *Achyrantes aspera* L. *Proc. ind. Acad. Sc., B.* 1937, **5**, p. 195-205.

50. Kajale (L. B.). — Embryo and seed development in the *Nyctaginaceae*. I. Studies in the genus *Boerhaavia*. *Journ. of the ind. bot. Soc.*, 1938, **17**, n° 4, p. 243-254.

51. Karechko-Sawitzkaja (E.). — Methodik und technik der kunstlichen Bastardierung bei der Zuckerrube. *Sc. Contrib. Sugar. indust.*, 1931, **13**, p. 613-632.

52. Lavialle (P.). — Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1912, série 9, 15, p. 39-141.

53. Lewis (J. F.). — Notes on the development of *Phytolacca decandra*. *John Hopkins Univ. Circ.*, 1905, **178**, p. 34-42.

54. Lonay (H.). — Contribution à l'étude des relations entre la structure des différentes parties de l'ovule et la nutrition générale de celui-ci avant et après la fécondation. *Bull. Cl. Sc. Ac. royale de Belgique*, 1922, série 5, **8**, p. 24-45.

55. Maheshwari (P.). — Contribution to the morphology of *Boerhaavia diffusa*. *Journ. ind. bot. Soc.*, 1929, **8**, p. 219-234.

56. Maheshwari (P.). — A critical review of the types of embryo-sacs in Angiosperms. *New Phytologist*, 1937, **36**, p. 359-417.

57. Malligson (F.). — Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb des Centrospermenastes des Pflanzenreichs. *Botanisches Archiv*, 1922, **I**, p. 2-20.

58. Matthysen (J. D.). — Cytologische und anatomische Untersuchungen an *Beta vulgaris*. *Zeits. d. Ver. deutsch. Zuckerindustrie*. N. F., 1912, **49**, p. 137-151.

59. Mauritzon (J.). — Ein Beitrag zur Emb. der Phytolaccaceen u. Cactaceen, *Bot. Notiser*, 1934, p. 111-135.

60. Meunier (A.). — Les téguments séminaux des Cyclospermées. *La Cellule*, 1890, **6**, p. 299.

61. Moquin Tandon. — Salsolacées *in De Candolle. Prodr.*, XIII, 2.

62. Oksijuk (P.). — Entwicklungsgeschichte der Zuckerrübe (*Beta vulgaris*). *Bull. Jard. bot. Kieff*, 1927, nos 5-6.

63. Oksijuk (P.). — Zur Blütenbiologie der Zuckerrübe. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, 1928, **46**, p. 403-408.

64. Puri (V.) and Singh (B.). — Studies in the family *Amaranthaceae*. I. the life-history of *Digera arvensis* Forsk. *Proc. Ind. Acad. Sc.* B., 1935, **I**, p. 893-908.

65. Rao (V. S.). — The correlation between embryo-type and endosperm-type. *Ann. of Bot.*, 1938, N. S., **2**, p. 535-536.

66. Rocèn (Th.). — Zur Embryologie der Centrospermen. *Diss.*, Upsala, 1927.

67. Romell (G.). — Notes on the embryology of *Salsola Kali* L. *Svensk. bot. Tidskr.*, 1919, **13**, p. 212-214.

68. Schmid (E.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. *Beih. bot. Zentralbl.*, 1906, **20**, Abt. 1, p. 175-299.

69. Schnarf (K.). — Kleine Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. V. Ueber zwei kritische Fälle der Endospermen-entwicklung (*Verbena* und *Triglochin*). *Œsterr. bot. Zeits.*, 1925, **74**, p. 40.

70. Schnarf (K.). — Die Embryologie der Angiospermen. *Linsb. Handl. d. Pflanzenanat.*, Bornträger édit., Berlin, 1927.

71. Schnarf (K.). — Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Bornträger édit., Berlin, 1931.

72. Souèges (R.). — Développement de l'embryon chez le *Chenopodium Bonus-Henricus* L. *C. R. Acad. Sc.*, 1920, **170**, p. 467 ; *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1920, **67**, p. 1-11 et 75-85.

73. Souèges (R.). — Les méthodes de travail en embryologie végétale. *Bull. Soc. fr. microsc.*, 1932, **I**, p. 93.

74. Souèges (R.). — Développement de l'embryon chez les *Amarantus*. *C. R. Acad. Sc.*, 1937, **204**, p. 892 ; *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1937, **84**, p. 242-255.

75. Souèges (R.). — Développement de l'embryon chez le *Scleranthus perennis* L. *C. R. Acad. Sc.*, 1938, **206**, p. 1404.

76. Souèges (R.). — Embryogénie des Illécébracées. Développement de l'embryon chez le *Herniaria glabra* L., *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1938, **85**, p. 353-363.

77. Souèges (R.). — Développement de l'embryon chez l'*Oxybaphus viscosus* L'Hérit. *C. R. Acad. Sc.*, 1938, **206**, p. 1830.
78. Souèges (R.). — Développement de l'embryon chez le *Polycarpon tetraphyllum* L. *C. R. Acad. Sc.*, 1945, **221** p. 41.
79. Stevens Neil (E.). — The morphology of the seed in buckwheat. *Bot. Gaz.*, 1912, **53**, p. 59-66.
80. Stomps (Th. J.). — Kerndeeling en synapsis by *Spinacia oleracea*. *Diss.*, Amsterdam, 1910.
81. Strasburger (E.). — Zellbildung und Zelltheilung. Iéna, 1880.
82. Sugiura (T.). — On the meiotic division of pollen-mother-cells of *Polygonum Savatieri* Nakai. *Bot. Mag. Tokyo*, 1925, **39**, p. 291-296.
83. Sugiura (T.). — Some observations on the meiosis of the pollen-mother-cells of *Carica Papaya*, *Myrica rubra*, *Aucuba japonica* and *Beta vulgaris*. *Bot. Mag. Tokyo*, 1927, **41**, p. 218-224.

84. Tischler (G.). — Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. *Arch. f. Zellforsch.*, 1908, **I**, p. 33-151.
85. Tuschnjakowa (M.). — Untersuchungen über die Kernbeschaffenheit diozischer Pflanzen. *Planta*, 1929, **7**, p. 427-443.

86. Vesque (J.). — Développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1878, **6**, p. 263.

87. Warming (E.). — De l'ovule. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1878, **6**, p. 177-266.
88. Wettstein (R. v.). — Handbuch der systematischen Botanik, 4e édition, F. Deuticke, édit., Leipzig et Vienne, 1933.
89. Williams (M. E.). — The development of the embryo of *Kochia scoparia*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 1932, **59**, p. 391-400.
90. Woodcock (E. F.). — Observations on the morphology of the seed in *Phytolacca*. *Papers Michigan Acad.*, 1924, **4**, p. 413-418.
91. Woodcock (E. F.). — Morphology of the seed in *Claytonia virginica*. *Papers Michigan Acad.*, 1925, **5**, p. 195-200.
92. Woodcock (E. F.). — Morphological studies of the seed of *Alsine media*. *Papers Michigan Acad.*, 1926, **6**, p. 397-403.
93. Woodcock (E. F.). — Observations on the morphologie of the seed of *Cerastium vulgatum*. *Papers Michigan Acad.*, 1927, **8**, p. 233-238.
94. Woodcock (E. F.). — Seed studies in Nyctaginaceae. *Papers Michigan Acad.*, 1928, **9**, p. 495-502.
95. Woodcock (E. F.). — Seed development in *Theligonum Cynocrambe* L. *Papers Michigan Acad.*, 1929, **11**, p. 341-346.
96. Woodcock (E. F.). — Morphological studies on the seed of *Mesembrianthemum cristallinum* L. *Papers Michigan Acad.*, 1930, **13**, p. 221-226.
97. Woodcock (E. F.). — Seed development in *Amarantus caudatus* L. *Papers Michigan Acad.*, 1931, **15**, p. 173-178.

98. Yamaha (G.). — Ueber die Zytokinese bei der Pollentetradenbildung, zugleich weitere Belege zur Kenntnis der Zytokinese in Pflanzenreiche. *Jap. Journ. Bot.*, 1926, **3**, p. 139-162.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

I. *Introduction* 7

1. Albumen. Endosperme. Périsperme 7
2. Les divers modes de développement de l'albumen 9
3. Le cas des Centrospermées 10

Liste des familles et des espèces étudiées 16
Liste des abréviations utilisées pour les figures 16

II. *Plan général du développement de l'albumen chez les Centrospermées* 17

1° L'ovule des Centrospermées 17
2° Les deux phases du développement de l'albumen 18

a) Phase de construction 18
b) Phase de résorption 23

3° Etat de la graine adulte 26

III. *Etude spéciale du développement de l'albumen chez quelques Centrospermées* 28

Chénopodiacées 28
Betatrigyna Waldst et Kit 28
Chenopodium Bonus-Henricus L. 35
Chenopodium Quinoa Willd 36

Atriplex hortensis L. 37
Spinacia oleracea L. 40
Salsola Kali L. 42

Amarantacées 46

Amarantus retroflexus L. 46
Celosia cristata L. 50

Phytolaccacées 53

Phytolacca decandra L. 53
Rivina humilis L. 58

Basellacées 61

Basella rubra L. 61

Nyctaginacées 65
Mirabilis Jalapa L. 65
Oxybaphus viscosus L'Hérit. 69
Illécébracées 73
Telephium Imperati L. 73
Herniaria glabra L. 76
Polycarpon tetraphyllum L. 79
Corrigiola littoralis L. 83
Scleranthus perennis L. 86

IV. ***Résumé et Conclusions*** 91

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 95

TABLE DES MATIÈRES 99

453. — Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris (N° 31.0939). — 3-47

Dépôt légal : 1er trimestre 1947.